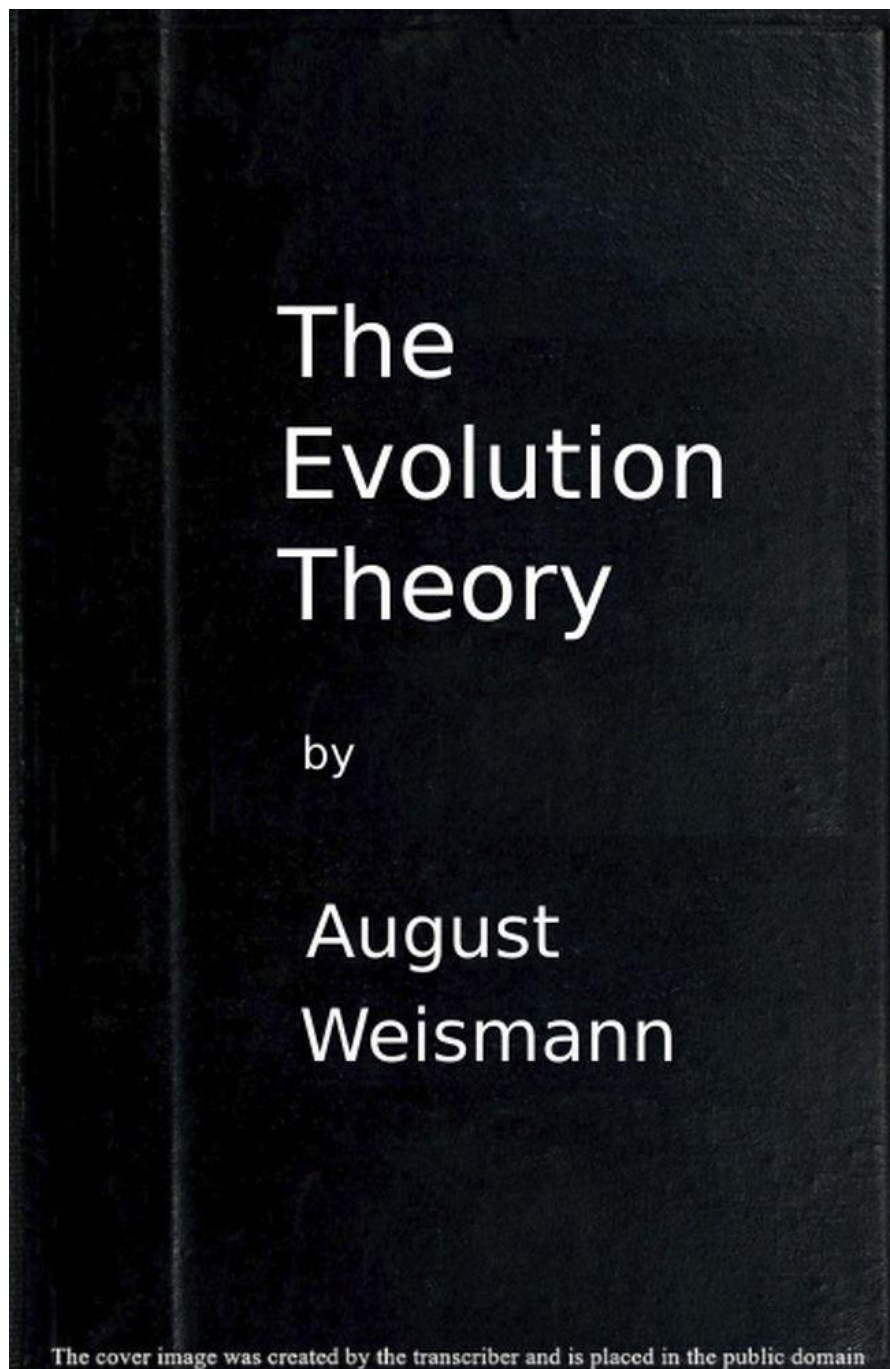


Теория эволюции, Том 1 из 2

Август Вейсман



Электронная книга проекта "Гутенберг" по теории эволюции, том 1 из 2

Эта электронная книга предназначена для использования любым человеком в любой точке Соединенных Штатов и большинства других частей мира бесплатно и практически без каких-либо ограничений. Вы можете скопировать его, раздать или повторно использовать в соответствии с условиями лицензии Project Gutenberg, прилагаемой к этой электронной книге, или онлайн по адресу www.gutenberg.org. Если вы находитесь за пределами Соединенных Штатов, вам необходимо ознакомиться с законами страны, в которой вы находитесь, прежде чем использовать эту электронную книгу.

Название: Теория эволюции, Том 1 из 2

Автор: Август Вейсман

Переводчик: Дж. Артур Томсон

Маргарет Р. Томсон

Дата выхода: 6 января 2021 г. [Электронная книга № 64227]

Последнее обновление: 18 октября 2024 г.

Язык: Английский

Авторы: Констанца Хофманн, Алан, Мэрилинда Фрейзер-Канлифф и команда онлайн-редакторов, распространяющих корректуру в <https://www.pgdp.net> (Эта книга была подготовлена на основе изображений, предоставленных цифровой библиотекой HathiTrust и интернет-архивом.)

*** НАЧАЛО ПРОЕКТА ЭЛЕКТРОННАЯ КНИГА ГУТЕНБЕРГА "ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ", ТОМ 1 Из 2

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

ТОМ I

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

АВТОР : доктор АВГУСТ ВЕЙСМАН

ПРОФЕССОР ЗООЛОГИИ ФРАЙБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА В БРАЙСГАУ

ПЕРЕВЕДЕНО При СОДЕЙСТВИИ АВТОРА Дж. АРТУРОМ ТОМСОНОМ, РЕГИОНАЛЬНЫМ ПРОФЕССОРОМ ЕСТЕСТВЕННОЙ ИСТОРИИ АБЕРДИНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА, И МАРГАРЕТ Р. ТОМСОН

ИЛЛЮСТРИРОВАННЫЙ

В ДВУХ ТОМАХ

ТОМ I

ЛОНДОН

ЭДВАРД АРНОЛЬД

АВТОРСКОЕ ПРЕДИСЛОВИЕ

Когда жизнь, полная приятного труда, подходит к концу, естественно возникает желание собрать воедино основные результаты и объединить их в четко определенную и гармоничную картину, которая может быть оставлена в наследство последующим поколениям.

Это желание было моим главным мотивом при публикации этих лекций, которые я прочитал во Фрайбургском университете в Брайсгау. Но был дополнительный мотив в том факте, что теория наследственности, опубликованная мной десять лет назад, дала начало не только множеству исследований, вызванных ею, но и целой литературе "опровержений", и, что гораздо лучше, выявила массу новых фактов, которые, по крайней мере, на первый взгляд, кажутся противоречащими моей основной теории. Поскольку я по-прежнему убежден, что существенная часть моей теории хорошо обоснована, как и тогда, когда я впервые набросал ее, я, естественно, хочу показать, как новые факты могут быть приведены в соответствие с ней.

Меня ни в коем случае не интересует теория наследственности сама по себе, поскольку она служила, так сказать, средством достижения высшей цели, основой для интерпретации изменений жизни на протяжении веков. Ибо явления наследственности, как и все функции индивидуальной жизни, находятся в теснейшей связи со всей эволюцией жизни на нашей земле; более того, они образуют ее корни, питательную основу, из которой в конечном счете происходят все ее бесчисленные ветви и отростки. Таким образом, явления индивидуальной жизни, и особенно явления размножения и наследования, должны рассматриваться в связи с Теорией происхождения, чтобы последняя могла быть освещена ими и таким образом приблизиться к нашему пониманию.

Я предпринимаю эту попытку подвести итог и представить как гармоничное целое теории, которые в течение сорока лет я постепенно выстраивал на основе наследия великих работников прошлого, а также результатов моих собственных исследований и исследований многих коллег, не потому, что я считаю картину полной или не подлежащей улучшению, но потому, что я считаю ее основные черты правильными, и потому, что проблема со зрением, которая долгие годы мешала моей работе, делает сомнительным, будет ли у меня больше времени и сил, предоставленных мне для ее дальнейшей разработки. Мы находимся в эпицентре прилива исследований, которые непрерывно накапливают новые факты, имеющие отношение к проблеме эволюции. Каждая теория, сформулированная в настоящее время, должна быть вскоре подготовлена к тому, чтобы оказаться лицом к лицу с массой новых фактов, которые могут потребовать ее более или менее полной реконструкции. Сколько или как мало от этого может остаться, перед лицом фактов будущего предсказать невозможно. Но так будет еще долгое время, и мне кажется, что по этой причине мы не должны воздерживаться от того, чтобы следовать нашим убеждениям в меру наших возможностей и представлять их резко и определенно, поскольку удовлетворительной критике могут быть подвергнуты только четко определенные аргументы, которые могут быть

улучшены, если они несовершенно, или отвергнуты, если они ошибочны. В обоих этих процессах кроется прогресс.

Эта книга состоит из "Лекций", которые были публично прочитаны в здешнем университете. В своей вводной лекции в 1867 году я отстаивал теорию происхождения, которая тогда была предметом оживленных споров, но только семь лет спустя я провел, в порядке эксперимента, краткий летний курс с целью помочь распространению взглядов Дарвина. Затем очень постепенно мои собственные исследования и изыски других привели меня к дополнению к дарвиновскому зданию и попытке дальнейшей его разработки, и соответственно эти "Лекции", которые читались почти регулярно, каждый год, начиная с 1880 года, постепенно видоизменялись в соответствии с состоянием моих знаний в то время, так что они были, я могу сказать, зеркалом хода моей собственной интеллектуальной эволюции.

За последние два десятилетия девятнадцатого века в биологическую науку было внесено много нового; идея Негели об "идиоплазме" — веществе, определяющем форму; *борьба частей* Ру, признание особой наследственной субстанции, "зародышевой плазмы", ее разложение на хромосомы и ее преемственность от поколения к поколению; потенциальное бессмертие одноклеточных организмов и зародышевых клеток в отличие от естественной смерти высших форм и "тел"; более глубокая интерпретация митотического деления ядра, открытие центросфера — чудесный делительный аппарат клетки, — который сразу позволил нам проникнуть на целый пласт глубже в непостижимую шахту микроскопической жизненной структуры; затем прояснение наших представлений об оплодотворении и анализ двух объединенных в нем процессов, размножения и смешения зародышевой плазмы (амфимиксиса); в связи с этим явления созревания, сначала в женской, а затем в мужской клетке, и их значение как редукции наследственных единиц: все это и многое другое. мы многое выиграли за этот период. Наконец, существует опровержение принципа Ламаркизма и последующая разработка принципа отбора путем применения его к доселе закрытой области конечных жизненно важных элементов зародышевой плазмы.

Фактическая форма этих лекций сложилась по мере того, как они были переписаны. Но хотя форма, таким образом, в некоторой степени нова, я следовал в основном тому же ходу мыслей, что и в лекциях последних лет. В книге была сохранена лекционная форма не только из-за большей наглядности изложения, которую она подразумевает, но и по многим другим причинам, среди которых не последнюю роль играют большая свобода в выборе материала и сведение цитат к минимуму. То, что таким образом исключена всякая полемика личного характера, не повредит книге, но в ней ни в коем случае нет недостатка в обсуждении мнений, и поэтому, я надеюсь, она внесет некоторый вклад в прояснение спорных моментов.

Я постарался представить как можно больше исследований и работ других авторов, не утяжеляя книгу; но моей целью было написать книгу, которую будут читать, а не просто на которую будут ссылаться.

Если, наконец, спросят, для кого предназначена эта книга, я вряд ли смогу ответить иначе, чем "Для того, кого она интересует". Лекции читались перед аудиторией, состоящей по большей части из студентов медицинских и естественнонаучных факультетов, но включали и некоторых с других факультетов, а иногда даже некоторых моих коллег с других кафедр. При написании книги я предполагал как можно меньше специальных знаний и смею надеяться, что любой, кто *прочтет* эту книгу, а не просто пробежит ее беглым взглядом, сможет без труда разобраться в сложных вопросах, рассматриваемых в последующих лекциях.

Для меня было бы большим удовлетворением, если бы эта книга стала средством более свободного представления моих теоретических взглядов исследователям, и с этой целью я разработал специальные разделы более подробно, чем в лекциях. Несмотря на многочисленные споры, я по-прежнему считаю ее фундаментальные черты правильными, особенно предположение о "контроле" жизненно важных единиц, детерминантов и их объединении в "идентификаторы"; но теория детерминант также подразумевает зародышевый отбор, и без этого вся идея руководства ходом трансформации форм жизни посредством отбора, который отбрасывает непригодных и отдает предпочтение более приспособленным, на мой взгляд, является простым туловищем или деревом без корней.

Я знаю только двух выдающихся работников наших дней, которые полностью придерживаются моих взглядов: Эмери из Болоньи и Дж. Артура Томсона из Абердина. Но я все еще надеюсь, что смогу убедить многих других, когда последовательность и далеко идущие последствия этих идей будут лучше поняты. Во многих деталях я, возможно, допустил ошибки, которые исправят исследования будущего, но что касается основы моей теории, я уверен: *принцип отбора действительно правит всеми категориями жизненно важных единиц*. Это, действительно, не создает первичных вариаций, но определяет пути эволюции, по которым они должны следовать, и, таким образом, контролирует всю дифференциацию, все восхождение организации и, в конечном счете, весь ход органической эволюции на земле, поскольку все в живых существах зависит от адаптации, хотя и не от адаптации в том смысле, в котором использовал это слово Дарвин.

Большое значение, придаваемое таким образом идее отбора, было осуждено как одностороннее и преувеличенное, но физик вполне подвержен тому же упреку, когда думает о гравитации, действующей не только на нашей земле, но и во всем космосе, видимом нам или нет. Если гравитация вообще существует, она должна преобладать везде, то есть везде, где существуют материальные массы; и точно так же взаимодействие определенных условий с определенными первичными жизненными силами должно вызывать тот же процесс отбора везде, где существуют живые существа; таким образом, отбору подвержены не только те жизненные единицы, которые мы можем воспринимать, такие как индивидуумы и клетки, но и те единицы, о существовании которых мы можем сделать вывод только теоретически, потому что они слишком малы для наших микроскопов, также подвержены ему.

Это распространение принципа отбора на все категории жизненно важных единиц является характерной чертой моих теорий; именно к этой идее ведут эти лекции, и именно это — по моему собственному мнению — придает этой книге ее важность. Эта идея сохранится, даже если все остальное в книге окажется преходящим.

Возможно, многие могут задаться вопросом, почему в предыдущих лекциях многое из того, что давно было известно, должно быть представлено заново, но я считаю необходимым, чтобы студент, желающий составить собственное мнение относительно идеи выбора, должен не только четко представлять, что она означает теоретически, но и сформировать для себя представление о сфере ее влияния. Многие предвзятые высказывания в отношении "Естественного отбора" никогда бы не были опубликованы, если бы ответственные за них знали больше фактов; если бы они имели хоть какое-то представление о неисчерпаемом богатстве явлений, которые могут быть истолкованы только в свете этого принципа, в той мере, в какой мы вообще способны дать объяснения жизни. По этой причине я подробно остановился на теме адаптации цвета, и особенно на теме мимикрии; я хотел дать читателю прочную фактическую основу, из которой он мог бы выбрать то, что ему подходит, когда захочет проверить в свете фактов более сложные проблемы, обсуждаемые в книге.

В заключение я хочу поблагодарить всех, кто так или иначе оказал мне помощь в этой работе: моего бывшего ассистента и друга профессора В. Геккера из Штутгарта, моих учеников и коллег по работе доктора Гюнтера и доктора Петрункевича, а также издателя, который самым дружелюбным образом пошел навстречу моим пожеланиям.

Фрайбург-И-Бр.,
20 февраля 1902 г..

ПРЕДИСЛОВИЕ К АНГЛИЙСКОМУ ИЗДАНИЮ

"Теория эволюции" профессора Вейсмана, переведенная здесь со второго немецкого издания (1904), представляет собой чрезвычайно интересную работу, плод наблюдений и размышлений, проведенных им всю жизнь, беспристрастное подведение итогов ветераном своих исследований и, безусловно, один из самых важных вкладов в литературу по эволюции со времен Дарвина.

Как указано в предисловии автора, отличительными чертами его завершающей работы являются (1) освещение процесса эволюции множеством свежих иллюстраций; (2) подтверждение концепции "Зародышевой плазмы" в качестве ценной рабочей гипотезы; (3) окончательный отказ от любого предположения о передаваемых приобретенных признаках; (4) дальнейший анализ природы и происхождения вариаций; и (5), прежде всего, расширение принципа отбора Дарвина и Уоллеса, который находит свое логическое завершение в наводящей на размышления теории зародышевого отбора.

Мы полагаем, что перевод будет приветствован не только экспертами-биологами, которые следили за развитием "вейсманизма" в течение последних двадцати лет и на данный момент найдут здесь его полное выражение, но и теми, кто, знакомясь с отдельными очерками, до сих пор не осознал целостную систему автора. Помимо теоретических концепций, которые объединяют книгу и отмечают ее как оригинальный вклад, имеющий огромную ценность, в ней содержится четкое изложение недавних биологических достижений, которое понравится тем, кого больше интересуют факты, чем теории. Для критиков эволюционизма, которые все еще, к счастью, с нами, эта книга должна быть незаменимой; она предоставит им много материала для аргументации и избавит их от многих проблем с ветряными мельницами. Но, прежде всего, книга будет оценена сотрудниками многих отделов биологии, которые пытаются помочь в развитии теории эволюции, поскольку для автора характерно, как показывает история недавних исследований, быть наводящим на размышления и стимулирующим, не претендуя на окончательность своих выводов, но призывая нас проверять их в настроении "полного скепсиса".

Перевод этой книги, бремя которого взяла на себя моя жена, доставил мне удовольствие, но это также было серьезной ответственностью. Предыдущие переводчики некоторых работ Вейсмана, Мелдола, Поултон, Шипли, Паркер и другие, подавали нам прекрасные примеры; и если мы не дотянули до их достижений, то это произошло не из-за отсутствия стремления точно следовать оригиналу и не из-за отсутствия поддержки со стороны автора, который переработал каждую страницу и предложил множество исправлений.

Дж. АРТУР ТОМСОН.

Содержание

СТРАНИЦА		ЛЕКЦИИ
I.	Вводная	1
II.	Дарвиновская теория	25
III.	Дарвиновская теория (продолжение)	42
IV.	Окраска животных и ее связь с процессами отбора	57
V.	Истинная мимикрия	91
VI.	Защитные приспособления у растений	119
VII.	Плотоядные растения	132
VIII.	Инстинкты животных	141
IX.	Органическое партнерство или симбиоз	161
X.	Происхождение цветов	179
XI.	Половой отбор	210
XII.	Внутренний отбор или селекция среди тканей	240
XIII.	Размножение у одноклеточных организмов	253
XIV.	Размножение зародышевыми клетками	266
XV.	Процесс оплодотворения	286
XVI.	Оплодотворение у растений и одноклеточных организмов и его непосредственное значение	312
XVII.	Теория зародышевой плазмы	345
XVIII.	Теория зародышевой плазмы (продолжение)	373
XIX.	Теория зародышевой плазмы (продолжение)	392

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

РИСУНОК	СТРАНИЦЕ
1. Группа различных рас домашних голубей	35
2. Продольно-полосатая гусеница сатирида	67
3. Взрослая гусеница глазчатого бражника (<i>Smerinthus ocellatus</i>)	67
4. Взрослая гусеница слонового бражника (<i>Chærocampa elpenor</i>)	68
5. Глазастый бражник в его "устрашающей позе"	69
6. Под поверхностью крыльев <i>Калиго</i>	70
7. Гусеница североамериканского <i>Darapsa</i>	71
8. Гусеница из облепихи Ястреб-мотылек (<i>Deilephila hippophaës</i>)	73
9. <i>Hebomoja glaucippe</i> , из Индии; под поверхностью	76
10. <i>Xylina</i> мелодии <i>Vetusta</i> , в полете и в покое	77
11. <i>Tropidoderus</i> младшекласники, в летящей позе	79
12. <i>Notodonta</i> рыжика, в полете и в покое	80
13. <i>Каллима paralecta</i> , из Индии, прямо под боком бабочки в покое	83, 357
14. <i>Cœnophlebia</i> арчидона, в Боливии, в его покое отношение	85
15. <i>Cærois chorinæus</i> , с нижней Амазонки, в его покое отношение к	86
16. <i>Phyllodes ornata</i> , из Ассамы	87
17. Гусеница <i>Selenia tetralunaria</i> , сидящая на березовой ветке	90, 360
18. Верхние поверхности <i>Acræa egina</i> , <i>Papilio ridleianus</i> и <i>Pseudacræa boisduvalii</i>	102
19. Колючие щетинки <i>Opuntia rafinesquii</i>	123
20. Вертикальный разрез через кусочек листа крапивы жгучей (<i>Urtica dioica</i>)	123
21. Кусочек веточки барбариса (<i>Berberis vulgaris</i>)	124
22. Трагаканта (<i>Astragalus tragacantha</i>)	125
23. Пузырчатки (<i>Utricularia grafiana</i>)	133
24. Кувшин <i>Непентес ворсистый</i>	134
25. Масляник (<i>Pinguicula vulgaris</i>)	136
26. Росянка (<i>Drosera rotundifolia</i>)	137
27. Лист росянки	137
28. Лист Венериной мухоловки	138
29. Пузырчатая альдрованда	138
30. <i>Aldrovandia</i> , его ловушку аппарат	139
31. Морской огурец (кукумария)	148
32. Метаморфозы <i>Cumacis humeralis</i> , масло-Жук	150
33. Кокон императорской моли (<i>Saturnia carpini</i>)	158

34.	Рак-отшельник	163
35.	<i>Hydra viridis</i> , зеленый пресноводный полип	169
36.	<i>Амба вирудис</i>	170
37.	Веточка имбаубы с волосяными подушечками	172
38.	Фрагмент лишайника	173
39.	Фрагмент корня серебристого тополя	176
40.	<i>Лапчатка верная</i>	181
41.	Цветок шалфея лугового	183
42.	Лапчатка альпийская (<i>Pedicularis asplenifolia</i>)	184
43.	Цветок лапчатки обыкновенной (<i>Aristolochia clematitis</i>)	185
44.	Масличник альпийский (<i>Pinguicula alpina</i>)	185
45.	<i>Дафна мезереумная</i> и <i>Дафна полосатая</i>	187
46.	Орхидея обыкновенная (<i>Orchis mascula</i>)	188
47.	Голова бабочки	190
48.	Ротовые части таракана	191
49.	Голова Пчелы	192
50.	Цветы ивы	194
51.	Юкка-моль (<i>Pronuba yuccasella</i>)	201
52.	Оплодотворение юкки	202
53.	Пахучие чешуйки дневных бабочек	217
54.	Часть верхней поверхности крыла самца "голубой" (<i>Lycæna menalcas</i>)	218
55.	<i>Zeuxidia wallacei</i> , самец	218
56.	<i>Leptodora hyalina</i>	224
57.	<i>Мойна парадокса</i> , самец	225
58.	<i>Мойна парадокса</i> , женщина	226
59.	Амба: процесс деления	253
60.	<i>Stentor roeselii</i> , зверек-трубач	254
61.	<i>Holophrya multifiliis</i>	256
62.	<i>Pandorina morum</i>	257
63.	<i>Золотистый вольвокс</i>	270
64.	<i>Fucus platycarpus</i> , бурый морской волк	272
65.	Совокупление у дафний (рысских)	276
66.	Сперматозоиды различных дафний	277
67.	Сперматозоиды различных животных	278
68.	Схема сперматозоида	279,338
69.	Яйцеклетка морского ежа	281,338
70.	<i>Дафнелла</i>	283
71.	<i>Битотрефес лонгиманус</i>	283
72.	<i>Сиды кристаллина</i> , дафнида	284

73.	Схематический продольный разрез куриного яйца перед инкубацией	285
74.	Схема ядерного деления	288
75.	Процесс оплодотворения у <i>Ascaris megalocephala</i>	296
76.	Схема созревания яйцеклетки	299
77.	Схема созревания делений сперматозоида	301
78.	Схема созревания партеногенетической яйцеклетки	305
79.	Два отдела созревания "трутневых яиц" пчелы	307,337
80.	Оплодотворение яйцеклетки брюхоногого моллюска	310
81.	Образование полярных телец у лишайника	313
82.	Оплодотворение у лилии	314
83.	Конъюгация <i>Noctiluca</i>	317
84.	Конъюгация и формирование полярных телец у солнечно-животной организмы	319
85.	Диаграмма конъюгация инфузории	321
86.	Конъюгация инфузории	323
87.	Схема, иллюстрирующая действие амфимиксиса	348
88.	Сперма-материнские клетки (сперматоциты) саламандры	350
89.	Передняя область личинки мошки	364,393
90.	Обыкновенный береговой краб, вид снизу	367
91.	Задняя нога локустиды	371
92.	Личинки иглокожих	387
93.	Развитие конечности у куколки мухи	395
94.	Диаграмма, иллюстрирующая филогенетический сдвиг назад от истоков зародышевых клеток у медузоидов и гидроидов	412
95.	Диаграмма, иллюстрирующая миграцию зародышевых клеток у Гидромедуза	414

ЦВЕТНЫЕ ТАРЕЛКИ

НЕКОТОРЫЕ БАБОЧКИ - МИМЕТИКИ И ИХ ИММУННЫЕ МОДЕЛИ

Табличка I	на первой странице	112
Табличка II	" "	114
Табличка III	" "	116

ЛЕКЦИЯ I

ВВОДНЫЙ

Каждый в общих чертах знает, что подразумевается под доктриной происхождения — что это теория, утверждающая, что формы жизни, животные и растения, которые мы видим на нашей земле сегодня, не были одинаковыми во все времена, а развились в процессе трансформации из других, более ранних эпох, и фактически произошли от предков, специфически отличающихся. Согласно этой доктрине происхождения, все разнообразие животных и растений обязано своим происхождением процессу трансформации, в ходе которого древнейшие обитатели нашей земли, чрезвычайно простые формы жизни, частично эволюционировали с течением времени в формы с постоянно возрастающей сложностью структуры и эффективностью функций, отчасти таким же образом, как мы можем видеть каждый день, когда любое высшее животное развивается из одной клетки, яйцеклетки, не внезапно и не напрямую, а связано с ее происхождением длинной серией все более сложных стадий трансформации, каждая из которых является подготовкой и ведет к последующей одной. Таким образом, теория происхождения - это теория развития, или эволюции. Она не просто, как это делала более ранняя наука, принимает как должное и описывает существующие формы жизни, но рассматривает их как ставшие такими, какие они есть, в процессе эволюции, и стремится исследовать стадии этого процесса и обнаружить движущие силы, которые лежат за ним. Вкратце, теория происхождения - это попытка научной интерпретации происхождения и разнообразия живого мира.

Следовательно, в этих лекциях мы должны не просто показать, на каком основании мы выдвигаем этот постулат об эволюционном процессе, и систематизировать факты, которые делают это необходимым; мы также должны попытаться проникнуть как можно дальше в причины, вызывающие такие преобразования. По этой причине мы вынуждены выйти за пределы теории происхождения в узком смысле и иметь дело с общими процессами самой жизни, особенно с размножением и тесно связанной с ним проблемой наследственности. Трансформацию видов можно интерпретировать только одним из двух способов; либо это зависит от особой внутренней силы, которая обычно только латентна в организме, но время от времени становится активной, а затем в определенной степени придает ему новые формы; либо это зависит от постоянно действующих сил, составляющих жизнь, и от того, каким образом на них влияют меняющиеся внешние условия. Какая из этих альтернатив правильная, мы сможем определить только тогда, когда узнаем явления жизни и, насколько это возможно, их причины, так что необходимо ознакомиться с ними настолько, насколько это возможно.

Когда мы смотрим на одну из низших форм жизни, такую как Амба или одноклеточная водоросль, и размышляем о том, что, согласно теории эволюции, все мироздание, каким мы его видим сейчас, с Человеком во главе, развилось из похожих или, возможно, даже меньших и более простых организмов, на первый взгляд это кажется чудовищным предположением, которое совершенно противоречит нашим самым простым и достоверным наблюдениям. Ибо что может быть более достоверным, чем то, что окружающие нас животные и растения остаются неизменными до тех пор, пока мы можем наблюдать их, не только на протяжении жизни отдельного человека, но и на протяжении веков, а в случае многих видов - на протяжении нескольких тысяч лет?

Поскольку это так, достаточно понятно, что доктрина эволюции, впервые появившаяся в конце восемнадцатого века, была встречена яростным противодействием не только со стороны мирян, но и большинством научных умов, и вместо того, чтобы следовать ей, сначала была отвергнута, затем ею пренебрегли и, наконец, полностью забыты, чтобы возникнуть заново в наши дни. Но даже тогда множество противников выступили против

этой доктрины и, не довольствуясь высокомерным игнорированием ее, сделали ее предметом самых жестоких и разнообразных нападок.

Таково было положение дел, когда в 1858 году появилась книга Дарвина о *Происхождении видов*, которая заново подняла флаг эволюции. Последовавшую за этим борьбу теперь можно считать завершенной, по крайней мере, в том, что касается нас, то есть в области науки. Доктрина происхождения завоевала популярность, и мы можем с уверенностью сказать, что теория эволюции стала постоянным достоянием науки, которое никогда больше не сможет быть отнято. Она составляет основу всех наших теорий органического мира, и весь дальнейший прогресс должен начинаться с этой основы.

В ходе этих лекций мы будем на каждом шагу находить новые доказательства истинности этого утверждения, которое на первый взгляд может показаться слишком смелым. Ни в коем случае нельзя предполагать, что на весь вопрос о трансформации организмов и преемственности новых форм жизни дан полный ответ или что теперь нам посчастливилось разрешить загадку самой жизни. Достигнем мы когда-нибудь этой цели или нет, мы еще далеки от нее, и даже гораздо более простая проблема, как и с помощью каких сил эволюция живого мира протекала с заданного начала, далека от окончательного решения; антагонистические взгляды все еще находятся в конфликте, и нет арбитра, чье авторитетное слово могло бы решить, кто из них прав. *Как?* эволюция все еще вызывает сомнения, но не *факт*, и это надежный фундамент, на котором мы стоим сегодня: мир жизни, каким мы его знаем, развивался, а не возник весь сразу.

Если бы я попытался заранее дать хотя бы приблизительное представление о той уверенности, с которой мы можем занять нашу позицию на этом фундаменте, я был бы почти смущен обилием фактов, на которые я мог бы опереться. В наши дни едва ли возможно открыть книгу о мельчайших или общих структурных отношениях или о развитии какого бы то ни было животного, не найдя в ней свидетельств в пользу теории эволюции, то есть фактов, которые могут быть поняты только при допущении эволюции органического мира. И это тоже, совершенно не принимая во внимание постоянно растущее количество фактов, которые выявляет палеонтология, ставя перед нашими глазами формы, которые теория эволюции постулирует как предков современного органического мира: птиц с зубами в клювах, рептилоидных форм, покрытых перьями, и многочисленных других давно вымерших форм жизни, которые, покрытые илом более ранних вод и сохранившиеся в виде "окаменелостей" в более поздних осадочных породах, ясно говорят нам о том, как был устроен более ранний мир животных и растений. Позже мы увидим, что географическое распространение современных видов растений и животных может быть понято только в свете теории эволюции. Но пока, прежде чем мы углубимся в детали, что может оправдать мое предположение, так это тот факт, что теория эволюции позволяет нам предсказывать.

Приведем лишь несколько примеров. Скелет запястья у всех позвоночных животных выше Рыб состоит из двух рядов мелких костей, на внешнем из которых расположены пять костей ладони, соответствующих пяти пальцам. Внешний ряд изогнут, и, таким образом, между двумя рядами остается пространство, которое у амфибий и рептилий заполнено специальной маленькой костью. Эта "центральная кость" отсутствует у многих млекопитающих, особенно, например, у Человека, и пространство между двумя рядами заполнено расширением одной из других костей. Итак, если млекопитающие произошли от низших позвоночных, как предполагает теория происхождения, мы должны ожидать обнаружения "центрального мозга" даже у человека на молодых стадиях, и после многих безуспешных попыток Розенбергу наконец удалось продемонстрировать это на очень ранней стадии эмбрионального развития.

Это предсказание, а также другое, которое будет объяснено позже, основано на опыте, согласно которому развитие отдельного животного в целом следует тем же курсом, что и расовая эволюция вида, так что структуры предков вида, даже если они не обнаружены у полностью развитого животного, могут возникать на одной из его более ранних эмбриональных стадий. В дальнейшем мы познакомимся с этим фактом более близко как с "биогенетическим законом", и одного этого было бы почти достаточно, чтобы оправдать теорию эволюции. Так, например, низшие позвоночные, Рыбы, дышат с помощью жабр, и эти органы дыхания поддерживаются четырьмя или более жаберными дугами, промежутки между которыми, жаберные щели, остаются открытыми для прохождения воды. Хотя рептилии, Птицы и млекопитающие дышат легкими и ни в коем случае не жабрами, все же в своей ранней юности, то есть на ранних этапах развития в яйце, они обладают этими жаберными дугами и жаберными щелями, которые впоследствии исчезают или трансформируются в другие структуры.

В силу этого "биогенетического закона" можно также предсказать, что человек, у которого, как хорошо известно, двенадцать пар ребер, в ранней юности будет обладать тринадцатой парой, поскольку у низших млекопитающих ребер больше, и даже у наших ближайших родственников, человекообразных обезьян, гориллы и шимпанзе, есть тринадцатое ребро, хотя и очень маленькое, а у сиаманга даже четырнадцатое. Это предсказание также было подтверждено исследованием молодых человеческих эмбрионов, у которых присутствует маленькое тринадцатое ребро, хотя оно быстро исчезает.

В семидесятых годах я занимался исследованием развития любопытных отметин, украшающих длинное тело многих наших гусениц. Я изучал, в частности, гусениц наших сфингид, или бражников, и путем сравнения различных стадий развития от появления гусеницы из яйца до ее полного роста обнаружил, что у целого ряда видов существует определенная последовательность различных видов отметин, следующих друг за другом сходным образом. С точки зрения теории эволюции я пришел к выводу, что отметины самых молодых гусениц, простые продольные полосы, должны были принадлежать самым отдаленным предкам нашего нынешнего вида, в то время как отметины более поздних стадий, косые полосы, были отметинами более поздних предков.

Если бы это было так, то все виды гусениц, которые сейчас демонстрируют косые полосы на стадии взросления, должны были иметь продольные полосы на самых молодых стадиях, и из-за этой последовательности отметин в индивидуальном развитии я смог предсказать, что неизвестная тогда молодая форма гусеницы нашего бирючинного бражника (*Sphinx ligustri*) должна иметь белую линию вдоль каждой стороны спины. Десять лет спустя английскому зоологу Поултону удалось вырастить яйца *Sphinx ligustri*, и тогда было продемонстрировано, что молодая гусеница действительно обладала постулируемыми белыми линиями.

Такие предсказания, несомненно, придают гипотезе, на которой они основаны, теории эволюции, высокую степень достоверности и почти сравнимы с предсказанием Лавуазье об открытии планеты Нептун. Как хорошо известно, эта самая удаленная из всех планет, период обращения которой вокруг Солнца составляет почти 165 наших лет, вероятно, никогда не была бы признана планетой, если бы Адамс, астроном Гринвичской обсерватории, а впоследствии Лавуазье, не вывели вывод о ее присутствии по небольшим возмущениям на пути спутников Юпитера и не указали место, где следует искать неизвестную планету. Немедленно все телескопы были направлены на указанное место, и Галле в Берлинской обсерватории обнаружил искомую планету.

Мы могли бы справедливо посчитать недостатком проницательности тех, кто перед лицом такого опыта все еще сомневается в том, что земля вращается вокруг солнца, и мы могли бы справедливо сказать то же самое о любом, кто перед лицом известных фактов стал бы оспаривать истинность теории эволюции. Это единственная основа, на которой возможно понимание этих фактов, точно так же, как теория солнечной системы Канта-Лапласа является единственной основой, на которой можно прийти к адекватной интерпретации фактов о небесах.

На это сравнение двух теорий было высказано возражение, что теория эволюции имеет гораздо меньшую обоснованность, чем другая, во-первых, потому, что ее никогда нельзя математически продемонстрировать, и, во-вторых, потому, что в лучшем случае она может интерпретировать только преобразования живого мира, а не его происхождение. Оба возражения справедливы: явления жизни по своей природе слишком сложны, чтобы математика могла иметь с ними дело, разве что с крайней осторожностью; а вопрос о происхождении жизни - это проблема, решения которой, вероятно, придется долго ждать. Итак, если кому-то доставляет удовольствие считать одну теорию более обоснованной, чем другую, никто не может возражать; но особого преимущества от этого получить нельзя. В любом случае, теория эволюции имеет тот же недостаток, что и космогония Канта-Лапласа, поскольку она не может объяснить все в своей области, поскольку это тоже должно предполагать первое начало, вращающуюся туманность.

Хотя я считаю доктрину происхождения доказанной и считаю ее одним из величайших достижений человеческого знания, я должен повторить, что я не имею в виду, что все ясно в отношении эволюции живого мира. Напротив, я полагаю, что мы все еще стоим лишь на пороге исследования, и что наше понимание могучего процесса эволюции, который привел к бесконечному разнообразию жизни на нашей земле, все еще очень неполно по сравнению с тем, что еще может быть обнаружено, и что вместо тщеславия наше отношение должно быть скромным. Мы вполне можем радоваться великому шагу вперед, который подразумевает доминирующее признание теории эволюции, но мы должны признать, что зачатки жизни нам так же мало ясны, как и зачатки солнечной системы. Но мы можем сделать, по крайней мере, это: мы можем связать бесчисленные и удивительные взаимосвязи органического космоса с их причинами - общим происхождением и адаптацией — и мы можем попытаться обнаружить пути и средства, которые помогли привести органический мир к тому состоянию, в котором мы его знаем.

Когда я говорю, что теория происхождения является самым прогрессивным шагом, который когда-либо был сделан в развитии человеческих знаний, я обязан обосновать это мнение. Мне кажется, даже одним этим фактом оправдано, что идея Эволюции не просто проливает новый свет на особую область биологических наук, зоологию и ботанику, но имеет вполне общее значение. Концепция эволюции жизненного мира на земле выходит далеко за рамки какой-либо отдельной науки и оказывает влияние на всю сферу нашего мышления. Это означает не что иное, как исключение чудесного из наших знаний о природе и помещение явлений жизни на тот же уровень, что и другие природные процессы, то есть как вызванных теми же силами и подчиняющихся тем же законам. В области неорганического теперь никто не сомневается, что из ничего ничего возникнуть не может: энергия и материя бесконечны, их нельзя ни увеличивать, ни уменьшать, их можно только преобразовывать — тепло в механическую энергию, в свет, в электричество и так далее. Для нас, современных людей, молния больше не метается Громовержцем Зевсом на головы нечестивцев, но, независимо от заслуг или вины, она ударяет туда, где электрическое напряжение находит самый легкий и кратчайший путь разряда. Таким образом, нашему способу мышления теперь кажется

очевидным, что ни одно событие в мире живых не зависит от каприза, что никогда организмы не возникали из ничего могущественным словом Создателя, но они всегда возникали в результате сотрудничества существующих сил природы, и каждый вид должен был возникнуть именно там, и когда, и в той форме, в которой он действительно возник, как необходимый результат существующих условий энергии и материи и их взаимодействия друг с другом. Именно это соотношение живой природы с природными силами и естественными законами придает доктрине эволюции ее наиболее общее значение. Ибо это, таким образом, является краеугольным камнем в своде нашей интерпретации природы и придает ей единство; впервые это позволяет сформировать концепцию мирового механизма, в котором каждая стадия является результатом предыдущей и причиной последующей.

Насколько глубоко эта доктрина повлияла на все наши прежние мнения, станет ясно, если мы сосредоточим наше внимание на одном моменте - происхождении человеческого понимания от понимания предков животных. Как быть с разумом Человека, с его моралью, с его свободой воли? можно спросить, как это часто задавалось и до сих пор задается. То, что считалось абсолютно отличным от природы животных, как говорят, отличается от их умственной деятельности только по степени и развилось из нее. Ум Канта, Лапласа, Дарвина - или подняться на уровень высшей и тончайшей эмоциональной жизни, гений Рафаэля или Моцарта — иметь какую-либо реальную связь, пусть и далекую, с низменной психической жизнью животного! Это противоречит всем нашим традиционным, можно сказать, врожденным идеям, и неудивительно, что миряне, и особенно наиболее культурные из них, выступили против такой доктрины, доминирующая сила которой была им непонятна, потому что они не знали фактов, на которых она основана. То, что человек должен чувствовать, что его достоинство унижается идеей происхождения от животных, почти комично для натуралиста, поскольку он знает, что каждый из нас в начале своего существования занимал гораздо более низкое положение, чем наши предки—млекопитающие, - фактически, с точки зрения видимого строения был на одном уровне с Амбой, этим микроскопически крошечным одноклеточным животным, о котором едва ли можно сказать, что оно обладает органами, и чья психическая деятельность ограничена распознаванием и поглощением пищи. Сначала очень постепенно, шаг за шагом, из этой единственной клетки, яйцеклетки, развиваются все более многочисленные клетки; эта масса клеток разделяется на различные группы, которые дифференцируются все дальше и дальше, пока, наконец, не образуют совершенного человека. Это происходит в процессе развития каждого человека, и мы просто не привыкли к мысли, что это означает не что иное, как невероятно быстрое восхождение организма от очень низкого уровня жизни к высшему.

Еще меньше следует удивляться тому, что доктрина Эволюции встретила яростное сопротивление со стороны представителей религии, поскольку она находилась в открытом противоречии с той замечательной и почтенной космогонией, моисеевой историей Сотворения Мира, которую люди привыкли рассматривать не как то, что она есть, — концепцию природы на ранней стадии человеческой культуры, — а как неотъемлемую часть нашей собственной религии. Но исследование показывает нам, что доктрина эволюции верна, и это всего лишь слабая религия, которая неспособна приспособиться к истине, сохранить то, что существенно, и отпустить то, что несущественно и подвержено изменениям по мере развития человеческого разума. Даже гелиоцентрическая гипотеза была в свое время объявлена Церковью ложной, и Галилей был вынужден отказаться от нее; но земля продолжала вращаться вокруг солнца, и в наши дни любого, кто усомнился бы в этом, сочли бы умственно слабым или извращенным. Так что, по всей вероятности, недалек тот момент, когда поборники религии откажутся от своей бесполезной борьбы против новой

истины и увидят, что признание закономерной эволюции органического мира наносит истинной религии не больший ущерб, чем вращение земли вокруг Солнца.

Дав эту очень общую направленность проблеме эволюции, которая должна привлечь наше внимание к деталям, я подойду к самой проблеме историческим методом, поскольку я не хочу совершенно внезапно и непосредственно выдвигать на первый план взгляды современной науки. Я бы предпочел сначала попытаться проиллюстрировать, как предыдущие поколения пытались решить вопрос о происхождении живого мира. Мы увидим, что до совсем недавнего времени, то есть до конца восемнадцатого и начала девятнадцатого века, предпринималось мало попыток найти решение. Только тогда появилось несколько одаренных натуралистов с эволюционистскими идеями, но эти идеи не проникли далеко; и только после середины девятнадцатого века они нашли нового защитника, который должен был сделать их общим достоянием и постоянным достоянием науки. Именно учение Чарльза Дарвина привело к этому полному пробуждению и заложило основы наших нынешних интерпретаций, и поэтому его работа привлечет наше внимание в течение ряда лекций. Только после того, как мы познакомимся с его учением, мы попытаемся проверить его основы и увидеть, насколько прочно эта великолепная структура стоит на надежном фактологическом основании и насколько глубоко ее способность к интерпретации проникает в корни явлений. Мы исследуем силы, с помощью которых управляются организмы, и производимые явления, и тем самым проверим принципы интерпретации Дарвина, частично отвергая их, частично принимая, хотя и в гораздо расширенной форме, и таким образом попытаемся придать всей теоретической структуре более надежную основу. Я надеюсь, что смогу показать, что со времен Дарвина мы достигли некоторого реального прогресса, что из его теории были сделаны выводы, о которых он и не мечтал, которые пролили новый свет на широкий спектр явлений, и, наконец, что благодаря более широкому использованию его собственных принципов теория эволюции обрела завершенность и внутреннюю гармонию, которых ей раньше не хватало.

По крайней мере, это мое собственное мнение, но я не могу игнорировать тот факт, что его никоим образом не разделяют все ныне живущие натуралисты. Очевидные пробелы и недостаточность дарвиновской теории в последние несколько десятилетий вызвали всевозможные попытки ее улучшения. Некоторые из них были упущены из виду почти сразу же, как только были предложены, но другие сохранили свои позиции и до сих пор могут рассчитывать на многочисленных сторонников. Было бы только сбивчиво, если бы я рассказал о тех, кто принадлежит к первому классу, но те, которые все еще остаются в силе, должны быть отмечены в этих лекциях, хотя в мои намерения ни в коем случае не входит излагать запутанную массу мнений, которая собралась вокруг доктрины эволюции, а скорее представить теорию в том виде, в каком она постепенно сформировалась в моем собственном сознании в течение последних четырех десятилетий. Даже это не будет последним, о чем наука получит знания, но, я надеюсь, это будет, по крайней мере, то, на чем можно будет основываться в дальнейшем.

Итак, давайте сразу начнем с этого самого раннего предшественника современной теории происхождения, талантливой греческого философа Эмпедокла, который, в равной степени важный как руководитель государства Агриджент и как мыслитель в чисто теоретических областях мысли, выдвинул весьма примечательные взгляды на происхождение организмов. Мы должны, однако, быть готовы услышать нечто, что вряд ли можно назвать теорией в современном научном понимании этого термина; и нас не должна отталкивать необузданная поэтическая фантазия философа—спекулянта; мы должны признать, что в его забавных

картинах содержится здоровое зерно - мысль, с которой мы встретимся позже, в гораздо более конкретной форме, в теории Дарвина, и которой, если я не ошибаюсь, мы будем твердо придерживаться все грядущие времена.

Согласно Эмпедоклу, мир был образован четырьмя древними стихиями - Землей, Водой, Огнем и Воздухом, движимый и направляемый двумя фундаментальными силами, Ненавистью и Любовью, или, как мы теперь должны были бы сказать, Отталкиванием и Притяжением. Благодаря случайной игре этих двух сил со стихиями возникли сначала растения, затем животные, таким образом, что сначала были сформированы только части и органы животных: отдельные глаза без лиц, руки без туловища и так далее. Затем, в дикой игре, Природа попыталась соединить эти отдельные части и таким образом создала всевозможные комбинации, по большей части неумелых монстров, непригодных для жизни, но в нескольких случаях, когда части подходили друг другу, получалось существо, способное не только к жизни, но, при идеальном сочетании, даже к размножению.

Эта фантастическая картина творения кажется нам достаточно безумной, но в ней, какой бы неожиданной она ни была для автора, дремлет истинная идея отбора, идея о том, что многое из того, что не подходит, обязательно возникает, но сохраняется только то, что подходит. Механическое возникновение подгонки - это разумное ядро этой удивительной доктрины.

Естествознание древних в отношении жизни и ее форм достигло своего апогея в Аристотеле (умер в 322 году до н.э.). Истинный многоисторик, его труды вобрали в себя все знания своего времени, но он также многое добавил к ним из своих собственных наблюдений. В его трудах мы находим много хороших наблюдений о строении и повадках ряда организмов, и ему также принадлежит заслуга в том, что он первым предпринял попытку систематизировать животных. Обладая истинной проницательностью, он сгруппировал всех позвоночных вместе как энaimата, или животных с кровью, и классифицировал всех остальных вместе как анаимата, или бескровных животных. То, что он отказал последней группе в обладании кровью, не вызывает удивления, если принять во внимание крайне несовершенные средства исследования, доступные в его время, и не удивительно, что он причислил эту разношерстную компанию, в противоположность животным, обладающим кровью, к единой и равноценной группе. Две тысячи лет спустя Ламарк сделал точно то же самое, разделив животных на позвоночных и бескостных, и сегодня мы считаем это заслугой лишь в той мере, в какой он был первым после Аристотеля, кто вновь выразил солидарность классов животных, которые мы теперь называем позвоночными.

Однако Аристотель не был систематическим зоологом в нашем понимании этого термина, что на самом деле было едва ли возможно, учитывая очень небольшое количество форм животных, которые были известны в его время. В наши дни перед нами описания почти 300 000 названных видов, на основе которых можно построить нашу классификацию, в то время как Аристотель знал едва ли более 200. Обо всем мире микроскопических животных он, конечно, мог иметь не большее представление, чем об останках доисторических животных, о которых мы теперь знаем около 40 000 названных и адекватно описанных видов. Можно было бы подумать, что такому сообразительному народу, как греки, пришло бы в голову остановиться и поразмыслить, когда они находили раковины мидий и морских улиток на холмах далеко над морем; но они объяснили это великим потопом во времена Девкалиона и Пирры и не заметили, что ископаемые моллюски были другого вида, чем аналогичные животные, обитавшие в море в их дни.

Таким образом, ничто не наводило Аристотеля и других людей его времени на мысль о том, что трансформация видов происходила на протяжении веков, и даже столетия после него не навевали такой идеи, и не возникало новых спекуляций, подобных Эмпедокловским, относительно происхождения органического мира. В целом, знания о живом мире скорее отступали, чем продвигались вперед, вплоть до зарождения Римской империи. То, что знал Аристотель, было забыто, и труд Плиния о животных представляет собой каталог, украшенный многочисленными баснями, расположенными в соответствии с чисто внешним принципом разделения. Плиний разделил животных на земных, водных и воздушных, что ненамного более научно, чем если бы он расположил их в соответствии с буквами алфавита.

Во времена Римской империи, как хорошо известно, знания в области естественной истории опускались все ниже и ниже; исследования природы больше не проводились, и даже врачи утратили всякую научную основу и практиковали только в соответствии со своими традиционными эзотерическими секретами. По мере того как вся культура Запада постепенно исчезала, знания о природе, которыми обладали более ранние века, также были полностью утрачены, и в первой половине средневековья европейцы обнаружили глубокое невежество в отношении окружающих их природных объектов, о которых нам сейчас трудно составить какое-либо представление.

Отчасти в этом виновато христианство, поскольку оно считало естествознание продуктом язычества и поэтому считало себя обязанным относиться к нему холодно, если даже не выступать против него. Позже, однако, даже христианская церковь почувствовала себя вынужденной дать людям некоторую умственную пищу в виде естественной истории, и под ее влиянием, возможно, действительно составленной учителями Церкви, появилась небольшая книга, так называемый *Physiologus*, которая должна была проинструктировать людей относительно животного мира. Этот сохранившийся замечательный труд, должно быть, имел очень широкое распространение в раннем средневековье, поскольку был переведен не менее чем на двенадцать языков: греческий, армянский, сирийский, арабский, эфиопский и так далее. Содержание очень примечательно и взято из самых разнообразных источников, то есть из самых разных авторов древности, из Геродота, из Библии и так далее, но никогда из оригинальных наблюдений. В сборнике на самом деле нет описаний животных или их привычек, но о каждом из сорока одного животного, которое *признает* Физиолог, кратко рассказывается что-то примечательное в истинно лапидарном стиле, иногда это простой курьез без дальнейшего смысла, а иногда символическая интерпретация. Так, в книге говорится о пантере: "Она ярко окрашена; насытившись, она спит три дня и просыпается с ревом, издавая такой приятный запах, что все животные сбегаются к ней". О пеликане рассказывается хорошо известная легенда, что он разрывает собственную грудь, чтобы напоить кровью своих детенышей, таким образом являясь символом материнской любви. Сказочные существа тоже появляются на этих страницах. О Фениксе, птице, чье оперение сверкает золотом и драгоценными камнями, которая была известна даже Геродоту и которая сохранилась в восточных сказках до времен наших романтиков (Тик), мы читаем: "она живет тысячу лет, потому что не вкушала от древа познания"; затем "она поджигает себя и восстает заново из собственного пепла", символ бесконечной способности природы обновлять свою молодость.

Но в то время как среди народов Европы вся наука древних была утрачена, за исключением нескольких едва узнаваемых фрагментов, древние знания сохранились, как в отношении органической природы, так и в отношении фактов другого порядка, у арабов, через которых в конечном итоге дошли до нас так много сокровищ древности, дошедших по следам арабских завоеваний через Северную Африку и Испанию до народов Европы.

Именно таким образом труды Аристотеля снова получили признание после того, как были переведены на латынь в Палермо по приказу этого энтузиаста науки и искусства, императора Гогенштауфенов Фридриха Второго. Наш император подарил один экземпляр трудов Аристотеля Болонскому университету, и таким образом мудрость древних греков снова стала общим достоянием европейской культуры. С тринадцатого по восемнадцатый век изучение естествознания ограничивалось повторением и расширением работ Аристотеля. Ничего нового, зависящего от личных наблюдений, добавлено не было, и, похоже, никому даже в голову не приходило подвергать утверждения Стагирита какой-либо проверке, даже когда они касались самых знакомых объектов. Никто не заметил ошибки, приписывающей мухе восемь ног вместо шести; фактически, еще не было проведено никакого исследования, и все знания естественной истории были чисто схоластическими и полностью полагались на авторитет древних.

Однако в столетие Реформации произошло отвращение, вызванное разрушением слепой веры в авторитет, которая до тех пор господствовала во всех областях человеческого знания и мысли. После долгой и суровой борьбы сухая схоластика была наконец преодолена, и естествознание, как и все остальное, перешло от простой опоры на книги к оригинальному мышлению и личным наблюдениям. С тех пор интерпретации природных процессов искали уже не в трудах древних, а в самой Природе. О масштабах этой эмансипации и о суровости борьбы с глубоко укоренившейся властью можно было составить смутное представление по опыту моей собственной юности. Наши юные умы были так глубоко проникнуты невольным чувством, что древние превосходили нас, современных, во всех отношениях, что не только труднодостижимое пластическое искусство греков и бессмертные песни Гомера, но и все интеллектуальные произведения древности казались нам образцами, равных которым никогда не было; трагедии Софокла были для нас величайшими трагедиями, которые когда-либо видел мир, оды Горация - прекраснейшими стихотворениями всех времен!

В области естественных наук новая эра началась с ниспровержения космогонии Птолемея, которая более тысячи лет служила основой астрономии. Когда немецкий каноник Николас Коперник (родился в Торне в 1473 году, умер в 1543 году) перевернул старую теорию и показал, что не солнце вращается вокруг земли, а земля вокруг солнца, лед был сломан и путь был проложен для дальнейшего прогресса. Галилей произнес свое знаменитое "e pur si muove", Кеплер установил свои три закона движения планет, а Ньютон столетием позже интерпретировал их траектории в терминах закона всемирного тяготения.

Но мы здесь не занимаемся историей физики или астрономии, и я только хочу напомнить эти хорошо известные факты, чтобы мы могли увидеть, как рост знаний в этой области всегда сопровождался достижениями в области биологии.

Здесь, однако, мы пока не можем зафиксировать какую-либо столь радикальную революцию общих концепций; база подробных эмпирических знаний была недостаточно широка для этого, и именно приобретением такого фундамента были увлеченно заняты следующие три столетия, с шестнадцатого по конец восемнадцатого.

Первым необходимым шагом было сопоставить отдельные знания о различных формах жизни и представить их в унифицированной форме всеобщему вниманию. Впервые эта потребность была удовлетворена *"Тьербухом"* Конрада Гесснера, красивым фолиантом, напечатанным в Цюрихе в 1551 году и украшенным многочисленными гравюрами на дереве, некоторые из которых очень хороши. За этим последовал в 1600 году большой многотомный труд, написанный на латыни профессором из Болоньи Альдрованди. В этих работах были описаны не только местные животные, но и чужеземные, поскольку после открытия Америки

и установления сообщения с Ост-Индией многие новые формы животных и растений стали известны европейским народам морским путем. Так, Франческо Эрнандес (умер в 1600 году), ординарный врач Филиппа II, описал не менее сорока новых млекопитающих, более двухсот птиц и многих других животных Америки.

Опять же, поле зрения натуралиста расширилось совершенно иным образом, а именно благодаря изобретению простого микроскопа, с помощью которого Левенгук впервые открыл новый мир инфузорий, а Сваммердам сделал свои примечательные наблюдения над строением и развитием самых разнообразных мельчайших животных, обитающих в пресных водах. В том же семнадцатом веке такие анатомы, как Тульпиус, Мальпиги и многие другие, расширили знания о внутреннем строении высших животных и Человека, и благодаря открытию циркуляции крови у Человека и высших животных был заложен фундамент для более глубокого понимания природы жизненно важных функций. В следующем, восемнадцатом столетии, по этому пути активных исследований с энтузиазмом пошли, и нам достаточно упомянуть такие имена, как Реомюр, Резель фон Розенхоф, Де Гир, Бонне, Й. Х. Шефер и Ледермюллер, чтобы сразу вспомнить о богатстве фактов о строении, жизни и особенно развитии наших местных животных, которыми мы обязаны трудам этих людей.

Все эти достижения, какими бы великими и многогранными они ни были, не сразу привели к возобновлению попытки Эмпедокла объяснить происхождение органического мира. Это еще даже не признавалось проблемой, требующей исследования, поскольку люди довольствовались тем, что воспринимали мир жизни просто как факт. Идея выйти за рамки наивной, поэтической точки зрения мозаичной истории Сотворения Мира была пока далека от умов натуралистов, отчасти потому, что они были полностью очарованы наблюдением за массой деталей, но главным образом потому, что сначала английским врачом Джоном Реем (умер в 1678 году), а затем великим шведом Карлом Линнеем была сформулирована и четко определена концепция органических "видов". Достаточно верно, что до появления работ этих двух людей о "видах" говорили, но без связи с какой-либо определенной идеей; это слово использовалось скорее в том же неопределенном смысле, что и слово "род", для обозначения одной из меньших групп органических форм, но без намека на какое-либо ясное представление о его масштабах или о его ограничениях. Однако теперь впервые термин "вид" стал использоваться строго для обозначения наименьшей однородной группы отдельных форм жизни на земле. Джон Рэй считал, что самым верным признаком "вида" является то, что его представители произошли от одного и того же семени; то есть "формы, принадлежащие к разным видам, постоянно сохраняют эту специфическую природу, и один вид не возникает из семени другого". Здесь мы имеем зародыш доктрины об абсолютной природе и неизменности видов, которую Линне кратко охарактеризовал этими словами: "Species tot sunt, quotforma ab initio creatæ sunt", "существует ровно столько видов, сколько было форм, созданных в начале". Именно здесь мы находим зародыш доктрины об абсолютной природе и, в частности, о том, что "виды тотальны", "форма ab initio creatæ sunt", "существует ровно столько видов, сколько было форм, созданных в начале". ясно подразумевается, что виды, какими мы их знаем, были такими, какие они есть, во все времена, что, следовательно, они существуют в природе как таковые и неизменны, а не были просто вписаны в природу человеком.

Эта точка зрения, хотя сейчас мы не можем считать ее правильной, была, несомненно, разумной и полностью соответствовала духу времени; она соответствовала знаниям и, прежде всего, научным достижениям того времени. В восемнадцатом веке существовала опасность, что все взгляды на природу в целом будут утрачены — задушены огромной

массой изолированных фактов, и особенно наводнением разнообразных животных и растительных форм, которые постоянно узнавались. Поэтому, должно быть, было расценено как настоящее избавление, когда Линней свел этот хаос форм к четко упорядоченной системе и отвел каждой форме должное место и ценность по отношению к целому. В самом деле, как мог бы великий систематик вообще выполнить свою задачу, если бы он не был способен работать с определенными и резко очерченными группами форм, если бы он не был способен рассматривать по крайней мере низшие элементы своей системы, виды, как фиксированные и определенные типы? С другой стороны, Линней был слишком проникательным наблюдателем, чтобы в течение своей долгой жизни и под влиянием постоянно накапливающегося материала не испытывать сомнений относительно правильности своего предположения о постоянстве и абсолютности своего вида. Он обнаружил на своем собственном опыте то, что полностью подтверждается нашим, что достаточно легко определить вид, когда имеется всего несколько экземпляров формы, с которыми приходится иметь дело, но что трудность возрастает пропорционально количеству и разнообразию среды обитания тех из них, которые должны быть отнесены к одной категории. В последнем издании *Естественной системы* мы находим очень примечательные пассажи, в которых Линней задается вопросом, не может ли, в конце концов, вид изменяться и с течением времени распадаться на разновидности и так далее. В то время на эти сомнения не обращали внимания; общепринятое учение о постоянстве видов сохранялось и даже было возведено в ранг научной догмы. Жорж Кювье, великий ученик штутгартской Карлшуле, еще больше подчеркнул это учение, установив типы животных, крупнейшие группы форм в животном царстве, внутри которых преобладает определенный и фундаментально отличающийся план архитектуры. Его четыре типа - позвоночные, моллюски, членистоногие и лучеперые - послужили еще одним подтверждением абсолютной природы видов, поскольку они, казалось, показали, что даже самые высокие и обширные группы резко отделены друг от друга.

Позвольте мне добавить, что это учение об абсолютной природе видов не было полностью разработано до наших дней, когда швейцарский (впоследствии американский) натуралист Луи Агассис зашел так далеко, что утверждал, что не только высшая и низшая категории, но и все те, что находятся между ними, были категориями, установленными и четко разделенными самой Природой. Но, несмотря на большую изобретательность и свой широкий кругозор, он тщетно пытался найти удовлетворительные и действительно характерные определения того, что следует считать классом, порядком, семьей или родом. Ему не удалось найти рационального определения этих систематических концепций, и его попытку можно рассматривать как последнюю важную попытку поддержать интерпретацию природы, уже обреченную на провал. Но, ссылаясь на Луиса Агассиса, я предвосхитил исторический ход развития науки и поэтому должен вернуться к последней четверти восемнадцатого века.

Первым несомненным пионером теории происхождения, которая теперь впервые появилась как научная доктрина, был наш великий поэт Гете. Его действительно часто называли основателем теории, но мне кажется, это говорит слишком много. Верно, однако, что пыливый ум поэта, несомненно, распознал в строении "родственных" животных удивительное общее сходство при всех различиях в деталях, и он исследовал причину этих формальных отношений. Благодаря науке "сравнительная анатомия", как ее преподавали в конце века Кильмейер, учитель Кювье, а позже сам Кювье, Блюменбах и другие, стали известны многочисленные факты, которые проложили путь для подобных вопросов. Например, было признано, что рука человека, крыло птицы, лопатка тюленя и даже передняя

нога лошади содержат, по существу, одну и ту же цепочку костей, и Гете уже выразил эти отношения в своем хорошо известном стихотворении

'Alle Gestalten sind ähnlich, doch keine gleicht der andern,

Und so deutet der Chor auf ein geheimes Gesetz.'

Относительно того, что это за закон, он в то время не высказал своего мнения, хотя, возможно, уже тогда думал о преобразовании видов. Сначала он довольствовался поиском идеального архетипа, или "Уртипа", который, как предполагалось, должен был лежать в основе большей или меньшей группы. Он открыл архетипическое растение, или "Урпфланце", когда правильно понял, что части цветка - это не что иное, как видоизмененные листья. Он прямо говорил о "метаморфозе растений", подразумевая под этим трансформацию своего "архетипа" в бесконечное разнообразие реальных растительных форм. Но сначала он, конечно, думал об этой трансформации только в идеальном смысле, а не как о реальном эволюционном процессе.

Первым, кто определенно придерживался последней точки зрения, был, что достаточно примечательно, дед человека, который в наши дни окончательно восторжествовал в теории происхождения, английский врач Эразмус Дарвин, родившийся в 1731 году. Этот тихий мыслитель опубликовал в 1794 году книгу под названием *Зоономия*, и в ней он делает важный шаг, заменяя "тайный закон" Гете реальным родством видов. Он провозглашает постепенное становление и облагораживание животного мира и основывает свою точку зрения главным образом на многочисленных очевидных приспособлениях строения органа к его использованию. Я не смог найти ни одного отрывка в книге, в котором он прямо указывал бы, что, поскольку многие условия жизни не могли существовать с самого начала, эти приспособления, следовательно, как таковые, являются аргументом в пользу постепенной трансформации видов. Но он предположил, что такая точная адаптация к функциям органа может возникнуть только в результате осуществления этой функции, и в этом он увидел доказательство трансформации. Гете выразил ту же мысль, когда сказал: "Таким образом, орел приспособился в воздухе к воздуху, крот - в земле к земле, а тюлень - в воде к воде", и это показывает, что он тоже когда-то думал о действительном преобразовании. Но ни он, ни Эразм Дарвин не были совершенно уверены в том, как использование органа может привести к его изменению и трансформации. Последнее говорит только о том, что, например, морда свиньи стала твердой из-за постоянного рытья в земле; хобот слона приобрел большую подвижность из-за постоянного использования его для всевозможных целей; язык травоядного обязан своим твердым, теркообразным состоянием трению туда-сюда жесткой травы во рту и так далее. Насколько проникательным и вдумчивым наблюдателем был Эразм Дарвин, показывает тот факт, что он правильно оценил биологическое значение многих цветовых адаптаций животных к окружающей среде, хотя полностью прояснить это было предоставлено его внуку гораздо позже. Таким образом, он считал разнообразную окраску питона, леопарда и дикой кошки наиболее подходящей для того, чтобы скрываться от своей добычи среди игры света и тени в густой листве. Черное пятно перед глазом лебедя он считал приспособлением для предотвращения ослепления птицы, как это произошло бы, если бы это пятно было таким же белоснежным, как и все остальное оперение.

В конце книги он резюмирует свои взгляды в следующих предложениях: "Мир был развит, а не сотворен; он возник мало-помалу из малого начала и увеличился благодаря активности стихийных сил, воплощенных в нем самом, и поэтому скорее вырос, чем внезапно возник по всемогущему слову". "Какая возвышенная идея безграничного могущества великого

Архитектора! причина всех причин, Отец всех отцов, Энстиум! Ибо, если бы мы могли сравнить Бесконечное, то, несомненно, потребовалось бы большее Бесконечное, чтобы вызвать причины следствий, чем для того, чтобы произвести сами следствия".

В этих словах он излагает свою позицию по отношению к религии и делает это точно в тех же терминах, которые мы можем использовать сегодня, когда говорим: "Все, что происходит в мире, зависит от сил, которые в нем преобладают, и происходит в соответствии с законом; но откуда берутся эти силы и их субстрат, Материя, мы не знаем, и здесь у нас есть место для веры".

Мне не удалось выяснить, привлекала ли *Зоономия* с ее революционными идеями много внимания в то время, когда она появилась, но, похоже, нет. В любом случае, впоследствии он был настолько полностью забыт, что в очень полной *истории зоологии*, опубликованной в 1872 году Виктором Карусом, она даже не упоминалась. Примерно через год после появления *Зоономии* Исидор Джеффри Сент-Илер в Париже изложил точку зрения о том, что то, что называется видами, на самом деле является всего лишь "вырождением", деградацией от одного и того же типа, что показывает, что у него тоже начали возникать сомнения относительно постоянства видов. Однако только в третьем десятилетии девятнадцатого века он ясно и определенно занял позицию доктрины трансформации, и к этому нам придется вернуться позже.

Но уже в первом десятилетии века эту позицию заняли два выдающихся натуралиста, немец и француз, Тревиранус и Ламарк.

Готфрид Рейнхольд Тревиранус, родившийся в Бремене в 1776 году, превосходный наблюдатель и гениальный исследователь, опубликовал в 1802 году книгу под названием *Biologie, oder Philosophie der lebenden Natur* [Биология, или философия живой природы], в которой он с предельной ясностью выражает и развивает идею теории эволюции. Мы читаем там, например: "В каждом живом существе существует способность к бесконечному разнообразию форм; каждое обладает способностью приспосабливать свою организацию к изменениям внешнего мира, и именно эта способность, вызванная к действию космическими изменениями, позволила простым зоофитам примитивного мира подниматься на все более высокие ступени организации и принесла бесконечное разнообразие в природу". Но в чем заключается движущая сила, приводящая к этим преобразованиям от низших форм жизни ко все более высоким, был вопрос, который Тревиранус, по-видимому, не рискнул обсуждать. Сделать это и, таким образом, сделать первый шаг к причинно-следственному объяснению предполагаемых преобразований было поручено его преемнику.

Жан Батист де Ламарк, родившийся в 1744 году в деревне Пикардия, был сначала солдатом, затем ботаником и, наконец, зоологом. Свою научную карьеру он завоевал сначала своей работой "*Флора Франции*", и зоология чтит его как основателя категории "позвоночные". Не то чтобы он занимался ими особенно подробно, но он признал тесный союз рассматриваемых классов животных — союз, который впоследствии был выражен Кювье систематическим термином "тип" или "объятие".

В своей "*Зоологической философии*", опубликованной в 1809 году, Ламарк изложил теорию эволюции, истинность которой он пытался подтвердить, показав — как это сделал Тревиранус до него, — что концепция видов, на неизменности которой основывалась вся гипотеза сотворения мира, была искусственной, внедренной нами в природу; что резко очерченных групп в природе вообще не существует; и что часто очень трудно, а нередко и совершенно невозможно, точно определить один вид по родственным формам, потому что

он связан с ними со всех сторон проходят переходные этапы. Группы форм, которые таким образом сливались друг с другом, указывали на то, что доктрина о постоянстве видов не могла быть правильной так же, как и доктрина об их абсолютной природе. Виды, утверждал он, не неизменны и не так стары, как природа; они неизменны только на определенное время. Краткость нашей жизни мешает нам прямо признать это. "Если бы мы прожили гораздо меньше времени, скажем, около секунды, часовая стрелка часов показалась бы нам неподвижной, и даже объединенные наблюдения тридцати поколений не дали бы решающих доказательств относительно движения стрелки, и все же она двигалась".

Причины, от которых, согласно Ламарку, зависит трансформация видов, их модификация в новые виды, лежат в изменениях условий жизни, которые должны были происходить непрерывно с самого раннего периода истории земли до наших дней, то здесь, то там, частично из-за изменений климата и запасов пищи, частично из-за изменений в земной коре в результате подъема или опускания массивов суши и так далее. Эти внешние изменения иногда были *прямой* причиной изменений в структуре тела, как в случае жары или холода; но иногда они действовали гораздо эффективнее *косвенно*. Таким образом, изменившиеся условия могли побудить животное данного вида использовать определенные части своего тела по-новому, более энергично, или менее активно, или даже вообще не использовать их, и более энергичное использование или, наоборот, неиспользование привело к изменениям в данном органе.

Таким образом, киты потеряли зубы, когда отказались от рыбной диеты, и приобрели привычку питаться мелкими и нежными моллюсками, которых они проглатывали целиком, не хватая и не пережевывая. Точно так же глаза крота дегенерировали в течение его жизни в темноте, и еще большее дегенерация глаз произошла у животных, подобных протею-саламандре, которые всегда обитают в темных пещерах. У мидий дегенерировали и голова, и глаза, потому что животные больше не могли ими пользоваться после того, как они были заключены в непрозрачные мантии и раковины. Точно так же змеи потеряли свои ноги *pari passu* с приобретением привычки передвигаться, извиваясь своими длинными телами, и проползать через узкие трещины и норы. С другой стороны, Ламарк интерпретировал эволюцию перепончатых лап плавающих птиц, предположив, что какая-то сухопутная птица выработала привычку заходить в воду в поисках пищи и, следовательно, как можно шире расставляла пальцы ног, чтобы энергичнее ударяться о воду. Таким образом, складка кожи между пальцами растягивалась, и поскольку разгибание пальцев было очень частым и продолжалось на протяжении многих поколений, перепонка расширялась и становилась больше, и таким образом образовывалась перепонка-стопа.

Точно так же длинные ноги болотных птиц, согласно Ламарку, постепенно развились в результате постоянного вытягивания конечностей при погружении во все более глубокую воду, и аналогично длинные шеи и клювы куликов, цапель и аистов. Наконец, мы можем упомянуть случай с жирафом, чья чрезвычайно длинная шея и высокие передние лапы объясняются тем фактом, что животное питается листвой деревьев и всегда вытягивалось как можно дальше, чтобы дотянуться до более высоких листьев.

Позже мы увидим, насколько по-другому Чарльз Дарвин объяснил этот случай с жирафом. Идея Ламарка сразу понятна; это правда, что тренировка органа укрепляет его, а неиспользование делает его слабее. Благодаря большим гимнастическим упражнениям мышцы руки становятся толще и более способными, и память тоже может улучшиться, то есть даже определенная часть мозга может быть значительно укреплена при использовании. Действительно, теперь мы можем зайти так далеко, что признаем, что каждый орган укрепляется при использовании и ослабляется при неиспользовании, и до сих пор основы

интерпретаций Ламарка надежны. Но он предполагает то, что не может быть принято так легко, а именно, что такое "функциональное" улучшение или уменьшение силы органа может передаваться по наследству следующему поколению. Нам придется подробно обсудить этот вопрос на более позднем этапе, а сейчас я только скажу, что мнения относительно того, возможно это или нет, очень сильно разделились. Я сам сомневаюсь в такой возможности и поэтому не могу признать обоснованность эволюционного принципа Ламарка в той мере, в какой он подразумевает непосредственный преобразующий эффект функционирования органа. Но даже если мы признаем ламаркистский фактор как *истинную причину*, легко показать, что существует огромное количество признаков, которые он не в состоянии интерпретировать. Многие насекомые, живущие на зеленых листьях, сами зеленые, и немало из них обладают именно тем оттенком зеленого, который характерен для растения, которым они питаются; таким образом, они в определенной степени защищены от повреждений. Но как мог этот зеленый цвет кожи быть вызван активностью кожи, поскольку цвет окружающей среды обычно вообще не стимулирует кожу к активности? Или как кузнечик, имеющий привычку сидеть на сухих ветках трав, мог быть таким образом побужден к деятельности, которая придает ему цвет и форму сухой веточки? Так же мало, а может быть, и еще меньше, защитный зеленый цвет яиц птицы или насекомого можно объяснить прямым влиянием окружающей их обычно зелени, даже если мы не будем принимать во внимание тот факт, что яйца зеленые, когда они откладываются, то есть до того, как окружающая среда могла оказать на них какое—либо влияние.

Ламарковского принципа модификации через использование в любом случае недостаточно для интерпретации преобразований органического мира. Следует признать, что теория трансформации Ламарка была хорошо обоснована в то время, когда она была выдвинута; она не только атаковала доктрину неизменности видов, но и впервые стремилась указать на силы и влияния, которые должны действовать при трансформации видов; поэтому ее стоило тщательно проверить. Тем не менее это не сбило науку с избранного пути; на это обратили очень мало внимания, и в "Хронике научных публикаций великого Кювье" за 1809 год книге Ламарка не посвящено ни слова, настолько сильна была власть предрассудков.

Но, хотя новая доктрина была таким образом проигнорирована, она не совсем рухнула наземь; некоторое время она проблескивала в Германии, где нашла своих сторонников в "натурфилософии" того времени, и особенно в лице Лоренца Окена, крестьянского сына, родившегося в Ортенау, близ Оффенбурга, в 1783 году.

Окен исповедовал взгляды, сходные с взглядами Эразма Дарвина, Тревирануса и Ламарка, хотя они и не были облачены в такие чисто научные одежды, будучи, по сути, связанными с общими философскими рассуждениями, которые в то время становились все более популярными, главным образом благодаря трудам Шеллинга. В том же 1809 году, когда Ламарк опубликовал свою *зоологическую философию*, появилась книга Окена "*Lehrbuch der Naturphilosophie*".

Эта книга ни в коем случае не является просто теорией происхождения; ее сфера охвата гораздо шире, включая явления всего космоса; с другой стороны, в ней слишком мало деталей и она слишком неопределенна, чтобы заслуживать своего названия. Его способ игры идеями, его догадки и выводы на фантастической основе мешают нам сейчас мыслить в соответствии с его методом спекуляции, но я хотел бы дать некоторое представление о нем, поскольку именно эти спекулятивные посягательства на "категории" так называемой "натурфилософии" сыграли роковую роль в временном исчезновении теории эволюции из науки, так что позже ее пришлось создавать заново.

Окен определяет естествознание как "науку о вечных превращениях Бога (Духа) в мире": каждая вещь, рассматриваемая в свете генетического процесса целого, включает в себя, помимо идеи бытия, идею небытия, поскольку она облечена в более высокую форму. В эти антитезисы включена категория полярности. Более простые элементарные тела объединяются в более высокие формы, которые, таким образом, являются просто повторениями с потенциалом, более высоким, чем потенциал их причин. Таким образом, различные роды тел образуют параллельные и соответствующие друг другу ряды, разумное расположение которых вытекает как внутренняя необходимость из их генетической связи. У особей эти более низкие ряды появляются снова в процессе развития. Контрасты в солнечной системе между планетами и солнцем повторяются в растениях и животных, и, поскольку свет является принципом движения, животные обладают способностью к независимому передвижению, опережая растения, принадлежащие земле".

Достаточно очевидно, что это уже не изучение природы; это конструирование природы на основе догадок и аналогий, а не знаний и фактов. Свет - это принцип движения, и когда животные двигаются, они соответствуют солнцу, а растения - планетам! Здесь нет даже намека на углубление знаний, и все эти умозаключения сейчас кажутся нам совершенно бесполезными.

С другой стороны, следует признать, что хорошие идеи ни в коем случае не отсутствуют в этой "философии", и мы не можем отрицать, что этот неутомимо трудолюбивый человек обладал большим умом, всегда стремящимся обнаружить то, что было общим и существенным. Многие из того, что мы теперь *знаем*, он уже тогда догадывался, хотя и учил, как, например, что в основе всех форм жизни в этом бесконечно разнообразном мире организмов одного и того же вещества—'первобытная слизь,' 'Urschleim', как он называл его, или, как мы бы сейчас сказали, 'протоплазмы.' Мы можем, следовательно, с *учетом соответствующих изменений*, согласен с выбитыми когда он говорит, все органические пришел от слизи, и ничего, но разнообразно организованной слизи.' Многие натуралисты нынешнего дня будут идти дальше, и согласен с выбитыми когда он говорит о том, что этот примитивный слизью возник в море, в ходе планеты (Земли) эволюции из неорганического материала.'

Таким образом, Окен постулировал в качестве специфического носителя жизни примитивную субстанцию, по крайней мере, однородную по своей сути. Но он пошел дальше и утверждал, что его "Уршлейм" принял *форму пузырьков*, из которых состоят различные организмы. "Органический мир имеет в своей основе бесконечное количество таких пузырьков". Кому это сразу не напоминает о господствующей сейчас *клеточной теории*? И действительно, тридцать лет спустя, когда клетка была обнаружена, Окен действительно присвоил себе приоритет. Поступая таким образом, он, очевидно, перепутал формулировку проблемы с ее решением; он совершенно справедливо предположил, что организмы должны состоять из очень малых концентраций первичного вещества, но он никогда не видел клетки, не доказывал необходимость ее существования и даже не пытался доказать это. Его теория пузырьков была чистым предсказанием, гениальным предвидением, но оно не могло непосредственно углубить знания; оно не подтолкнуло и даже не ускорило открытие клетки. Здесь, как и повсюду в своей натурфилософии, Окен строил не снизу вверх, сначала устанавливая факты, а затем делая из них выводы, но, наоборот, он изобретал идеи и принципы и на их основе реконструировал мир. В этом он существенно отличается от своих предшественников Эразма Дарвина, Тревирануса и Ламарка, которые все рассуждали индуктивно, то есть на основе наблюдаемых данных.

Таким образом, все эволюционное движение терялось в неопределенности; поскольку люди хотели найти причину всему, они упускали даже то, что тогда могло быть объяснено. Более того, теории эволюции все еще не хватало достаточно широкой базы фактов; "натурфилософия" своим недостатком умеренности лишила ее всякого авторитета; и неудивительно, что люди вскоре перестали заниматься проблемой эволюции живого мира. Некоторые действительно твердо придерживались доктрины эволюции в течение первой трети столетия, но затем она полностью исчезла из сферы науки.

Его последний проблеск жизни был замечен во Франции в 1830 году, во время июльской революции, когда был свергнут законный суверенитет Карла X. Интересно отметить живой интерес, который Гете, первый предшественник этой теории, в возрасте восьмидесяти одного года, проявлял к интеллектуальному поединку, который происходил во Французской академии между Кювье и Исидором Жоффруа Сент-Илером. Друг Гете, Соре, рассказывает, что 2 августа 1830 года он вошел в комнату поэта и был встречен словами: "Ну, что вы думаете об этом великом событии? Вулкан находится в стадии извержения, и все охвачено пламенем. Больше не может быть дискуссий за закрытыми дверями". Соре ответил: "Это ужасное дело! Но чего еще можно было ожидать при нынешних обстоятельствах и при таком министерстве, как не того, что все закончится изгнанием царствующей семьи?" На что Гете ответил: "Кажется, мы не понимаем друг друга, мой дорогой друг. Я вообще не говорю об этих людях; я думаю о совершенно других делах. Я имею в виду открытый разрыв в Академии между Кювье и Жоффруа Сент-Илером; это имеет первостепенное значение для науки".

В этом конфликте мнений Кювье выступил против концепции Жоффруа о единстве плана строения у всех животных, противопоставив ему четыре типа Кювье, у каждого из которых план строения был совершенно разным, и решительно настаивая на доктрине постоянства видов, которую он считал необходимым постулатом научной естественной истории.

Победа досталась Кювье, и нельзя отрицать, что в то время его мнение имело много оснований, поскольку знание фактов на том этапе было недостаточно полным, чтобы обеспечить безопасность теории эволюции, и, более того, преждевременные обобщения и теоретизирование могли скорее помешать спокойному прогрессу науки, чем способствовать ему. Теперь было видно, как далеко можно зайти в интерпретации общеприродоведческих проблем с использованием доступного материала; "натурфилософия" не просто использовала его, насколько это было возможно, но и отягощала его намного больше, чем было в ее силах, и мир устал от ненадежных спекуляций. К тому времени "Натурфилософия" была вполне разработана, и наступил длительный период, в течение которого все силы были направлены на детальные исследования.

ЛЕКЦИЯ II

ТЕОРИЯ ДАРВИНА

Период детальных исследований—Появление книги Дарвина "*Происхождение видов*"—
Жизнь Дарвина—Кругосветное путешествие—Его учение—Одомашненные животные, собака, лошадь—Голуби—Искусственный отбор—Бессознательный отбор—
Коррелированные вариации.

Период совершенно нефилософских, чисто детальных исследований можно отнести примерно к 1830-1860 годам, хотя, конечно, многие из работ первой половины столетия следует отнести к исследованиям, которые проводились без какой-либо ссылки на общие вопросы, и даже после 1860 года появилось множество таких работ. Да и не могло быть иначе, ибо основу всей науки следует искать в фактах, и тщательная обработка фактического материала всегда будет оставаться первым и наиболее необходимым условием нашего научного прогресса. Однако в течение упомянутого периода это стало единственной целью, к которой следовало стремиться, и вся энергия была сосредоточена исключительно на накоплении фактов.

Предыдущее столетие значительно расширило знания о внутреннем строении животных, так называемую "сравнительную анатомию", а в девятнадцатом веке это направление исследований продолжалось еще более широко и энергично, так что знания значительно расширились. До этого времени изучалось главным образом строение позвоночных животных и нескольких так называемых "бескостных" животных, но теперь были исследованы и все низшие группы животного царства, которые стали известны лучше и детальнее по мере совершенствования методов исследования.

Не удовлетворившись, однако, знанием взрослого животного, натуралисты начали исследовать его развитие. В 1814 году появилась первая большая работа по развитию, посвященная развитию цыпленка, написанная Пандером и Фон Бэрм. Там впервые было показано, как цыпленок зарождается как маленькая мембрана в форме диска на поверхности желтка яйца, сначала просто как бледная полоска, "примитивная полоска", затем как борозда, "примитивный желобок", по бокам которого возникают две складки, "мозговые складки", и далее, как система кровеносных сосудов развивается вокруг этого примитивного зачатка на верхней поверхности желтка, как сердце возникает раньше, чем формируется все остальное тело, и как кровь начинает циркулировать; короче говоря, как развивается сердце. там были раскрыты все чудеса развития, к которым мы теперь настолько привыкли, что с трудом можем понять, какую сенсацию это произвело в то время.

Позже внимание было обращено на развитие Рыб и амфибий (Агассис и Фогт, позже Ремак), затем на развитие червей (Багге), насекомых (Келликер), и постепенно развитие всех групп животного царства - от губок до человека — было исследовано настолько тщательно, что сегодня кажется, что в этом отделе не может быть много нового для открытия. Это впечатление действительно может быть верным в том, что касается менее сложных процессов и более очевидных вопросов, но невозможно предсказать, с какими новыми проблемами мы можем столкнуться, решение которых будет зависеть от еще более детального изучения развития.

Как эмбриология - наука девятнадцатого века, так же и гистология - наука о тканях. Ее пионером был Биша, но ее реальные основы не были заложены до тех пор, пока Шванн и Шлейден не сформулировали концепцию "клетки" и не доказали, что все животные и растения состоят из клеток. О чем Окен только догадывался, теперь они доказали, что существуют очень мелкие элементы формы жизни, которые образуют все части животных и растений или производят их посредством процессов секреции. Таким образом, был пролит новый свет на эмбриональное развитие, и это постепенно привело к признанию того факта, что яйцеклетка тоже является клеткой и что развитие зависит от процесса клеточного деления в этой яйцеклетке. Это привело в дальнейшем к концепции многоклеточных и одноклеточных организмов и так далее, ко многим знаниям, говорить о которых здесь было бы слишком далеко.

В мои намерения не входит пытаться провести полный обзор развития биологии в девятнадцатом веке или даже в период, который мы упомянули как посвященный подробным исследованиям; скорее, я хочу передать общее впечатление об огромных масштабах и многогранности прогресса, достигнутого за это время. Давайте поэтому вкратце вспомним совершенно новые факты, которые были выявлены в этот период в отношении размножения животных. Бесполое размножение путем почкования и деления уже было известно, но партеногенез является открытием этого периода, как и смена поколений, столь далеко идущая по своему влиянию на общие проблемы. Впервые это было замечено (1819) Шамиссо в Сальпе, затем Стинструпом у медуз и трематод, а позже стало полностью понятным в его самых разнообразных формах и отношениях благодаря исследованиям Лейкарта, Фогта, Келликера, Гегенбаура, Агассиса и других выдающихся исследователей. В то время было признано также гетерогоническое размножение, которое встречается у многих ракообразных, а также у тлей и некоторых червей, и в шестидесятых годах Карл Эрнст фон Бер добавил к этому списку преждевременное размножение, или педогенез, который проиллюстрирован у некоторых насекомых, размножающихся в личиночном состоянии.

Этого может быть достаточно, чтобы дать некоторое представление об огромной массе новых, а в некоторых случаях и поразительных фактов, о которых ранее не догадывались, но которые затем были выявлены только на кафедре биологии животных. К этому следует добавить огромное увеличение числа известных видов и разновидностей, их распространение на земле, и все это, с *соответствующими изменениями*, касается и растений. Мы также не можем не упомянуть о быстро растущем числе ископаемых видов животных и растений.

Таким образом, постепенно накапливалась новая масса материала; расследование становилось все более специализированным, и возникла неминуемая опасность того, что работники различных отделов не смогут понять друг друга, настолько полностью они были независимы друг от друга в своих специальных исследованиях. Отсутствовала какая-либо объединяющая связь, поскольку рабочие упустили из виду общую проблему, в решении которой сходятся все отрасли науки и только благодаря которой они могут быть объединены в общую биологическую науку. Пришло время снова объединить и соотнести детали, чтобы они не переросли в несвязанный хаос, сквозь который было бы невозможно найти свой путь, потому что никто не мог не заметить его и охватить как единое целое. Одним словом, давно пора было вернуться к общим вопросам.

Хотя я назвал период с 1830 по 1860 год периодом чисто детальных исследований, я не имею в виду игнорировать тот факт, что в течение этого времени было предпринято несколько слабых попыток вернуться к важным вопросам, которые были подняты в начале века. Но дело в том, что все подобные попытки остались незамеченными. Так в 1844 году появилась книга под названием "*Остатки естественной истории творения*", анонимный автор которой много позже назвался Робертом Чемберсом, эдинбургским издателем. В этой книге эволюция видов объяснялась двумя силами: способностью к трансформации и способностью к адаптации. Два француза, Ноден и Лекок, также опубликовали работу, в которой излагалась теория эволюции, а с 1852 по 1854 год известный немецкий антрополог Шафхаузен писал в том же духе. Но все эти призывы звучали неслышанными, настолько глубоко натуралисты погрузились в детальные исследования, и требовался гораздо более могущественный голос, чтобы привлечь внимание научного мира.

Невозможно оценить влияние книги Дарвина на "*Происхождение видов*", опубликованной на английском языке в 1858 году и на немецком в 1859 году, если мы полностью не осознаем, насколько радикально биологи того времени отвернулись от общих проблем. Я могу только сказать, что мы, тогда молодые люди, учившиеся в пятидесятые годы, понятия не имели, что когда-либо выдвигалась теория эволюции, потому что никто не говорил нам об этом, и она никогда не упоминалась ни на одной лекции. Казалось, что все преподаватели в наших университетах испили воды Леты и совершенно забыли, что такая теория когда-либо обсуждалась, или как будто они стыдились этих философских полетов со стороны естествознания и хотели оградить своих студентов от подобных отклонений. Чрезмерная спекулятивность "натурфилософии" оставила в их умах глубокую антипатию ко всем далеко идущим дедукциям, и в своем законном стремлении к чисто индуктивному исследованию они забыли, что простого сбора фактов недостаточно, что составление выводов является существенной частью индукции и что масса голых фактов, какой бы огромной она ни была, не составляет науки.

Один из моих самых вдохновляющих учителей того времени, талантливый анатом Якоб Хенле, написал в качестве девиза под своей картиной: "В отречении есть добродетель не только в области морали, но и в области интеллекта", фраза, которая недвусмысленно указывала на желательность воздержания от любых попыток проникнуть в более общие проблемы жизни. Таким образом, молодые студенты того времени питались только результатами детальных исследований, отчасти действительно достаточно интересных, но отчасти сухих и, поскольку некоррелированных, непонятных в высшем смысле, и лишь кое-где пробуждающих более глубокий интерес, когда, как в физиологии, так и в эмбриологии, они сами по себе формировали связную систему. Не будучи полностью уверенными в том, чего нам не хватало, мы, безусловно, упустили из виду более глубокую взаимосвязь многих отдельных дисциплин.

Поэтому неудивительно, что книга Дарвина свалилась как гром среди ясного неба; ее с жадностью проглотили, и хотя она вызвала в умах младших школьников восторг и воодушевление, среди натуралистов старшего возраста она вызвала что угодно - от холодного отвращения до яростного противодействия. Мир был словно поражен громом, как мы можем легко видеть из предисловия, с которым выдающийся зоолог из Гейдельберга Бронн представил свой перевод книги Дарвина, где он среди прочих задает этот вопрос: "Что будет с тобой, дорогой читатель, после того, как ты прочтешь эту книгу?" и так далее.

Но прежде чем я приступлю к подробному изучению содержания этой эпохальной книги, я хотел бы сказать несколько слов о самом человеке, который произвел революцию в нашем мышлении.

Чарльз Дарвин родился в 1809 году, в год публикации "*Зоологической философии*" Ламарка и "*Книги о естественной философии*" Окена. Таким образом, между первым появлением теории эволюции и ее более поздним возрождением прошло целое поколение. Отец Дарвина был врачом, и его образование не было обычным. В юности он, по-видимому, посвящал много времени и энтузиазма охоте и лишь очень медленно приступал к регулярным занятиям, приближаясь к определенной цели. В соответствии с желанием своего отца, он некоторое время изучал медицину, но вскоре бросил ее, чтобы посвятить себя ботанике и зоологии. Прежде чем он успел как-либо особенно отличиться в этих предметах, на двадцать первом году жизни ему предложили должность натуралиста на английском

военном корабле, который должен был совершить кругосветное путешествие, причем не спеша.

Это имело решающее значение не только для непосредственных исследований Дарвина, но и для работы всей его жизни, поскольку, как он сам рассказывает нам, именно во время этого путешествия на *"Бигле"* идея теории эволюции впервые пришла к нему. Во время стоянки судна у Галапагосских островов, к западу от Южной Америки, он заметил, что там встречается довольно много маленьких наземных птиц, которые очень похожи на птиц соседнего материка, но все же отличаются от них. Почти на каждом маленьком острове были свои виды, и поэтому он пришел к выводу, что все они могли произойти от представителей нескольких видов, которые задолго до этого перебрались с материка на эти вулканические острова, прижились там и со временем приобрели характер новых видов. Проблема трансформации видов открылась перед ним, и он решил продолжить эту идею после своего возвращения в надежде, что, терпеливо собирая факты, он мало-помалу придет к некоторой уверенности в отношении этого великого вопроса.

Мне нет нужды задерживаться на подробном описании его путешествий; легко понять, что кругосветное путешествие, длящееся пять лет, предоставило бы пытливому уму Дарвина богатые возможности для самых разнообразных наблюдений. О том, что он не преминул ими воспользоваться, свидетельствует не только его книга о *происхождении видов*, но и еще несколько специальных работ, опубликованных вскоре после его возвращения — его естественная история этих замечательных сидячих ракообразных, усоногих моллюсков, или усоногоперых, и его исследования происхождения коралловых рифов. Названная первой книга до сих пор считается классической монографией об этой группе животных с ее богатством форм; а теория происхождения коралловых рифов, разработанная Дарвином, по-прежнему имеет много приверженцев, несмотря на различные конкурирующие интерпретации.

Но Дарвин вряд ли добился бы того, что он сделал, если бы был вынужден обеспечить себе профессиональное положение, чтобы добывать хлеб с маслом. Такие серьезные проблемы требуют не только всей умственной энергии человека, они монополизируют его время. Детальным изучением вполне можно заняться в часы досуга, но большие проблемы поглощают все мысли и всегда должны присутствовать в сознании, чтобы не упустить из виду связь между множеством отдельных вопросов, составляющих всю задачу в целом. Дарвину посчастливилось стать свободным исследователем и по возвращении из своих путешествий удалиться в небольшое поместье в Дауне в графстве Кент, чтобы жить там ради своей семьи и своей работы. Здесь он продолжил идею эволюции, которую он уже сформулировал, и мне всегда казалось самым замечательным в нем то, что он был способен держать в уме и проработать сотни разрозненных вопросов, которые в конечном итоге должны были быть сведены воедино, чтобы сформировать основную структуру его теории. Когда изучаешь его многочисленные более поздние работы, нельзя не удивиться вновь количеству различных наборов фактов, которые он собрал в одно и то же время, частично от других, частично из личных наблюдений, а также постоянно из своих собственных экспериментов. Он проводил эксперименты на растениях и животных, и количество людей, с которыми он вел научную переписку, просто поражает. Таким образом, в течение двадцати лет он собрал необычайно богатый фактический материал, на основе полноты которого впоследствии смог написать свою книгу о *Происхождении видов*. Никогда прежде теория эволюции не была так тщательно подготовлена, и, несомненно, именно этому она была обязана в значительной степени своим успехом; не только этому, однако, но еще больше, если не главным образом,

тому факту, что она представила принцип интерпретации, о котором никогда раньше не думали, но важность которого стала очевидной, как только к нему привлекли внимание, — принцип отбора.

Чарльз Дарвин отстаивал, в основном, те же фундаментальные идеи, которые были провозглашены его дедом Эразмом Дарвином, Тревиранусом и Ламарком: виды только кажутся нам неизменными; в действительности они могут изменяться и трансформироваться в другие виды, и живой мир наших дней возник в результате таких преобразований, в результате возвышенного процесса эволюции, который начался с низших форм жизни, но постепенно, в течение немыслимо долгих веков, прогрессировал до организмов, все более сложных по структуре, все более эффективных по функциям.

Интересно отметить, в какой момент Дарвин впервые пустил в ход свой рычаг, чтобы попытаться решить проблему эволюции. Он начал с точки, совершенно отличной от точки зрения исследователей начала века, поскольку он начал с форм жизни, которыми ранее наука явно пренебрегала, с разновидностей наших домашних животных и культурных растений.

Раньше они были в некотором смысле простыми пасынками биологии, неудобными существами, которые не вписывались должным образом в систему, и поэтому, насколько это было возможно, игнорировались или отметались как выходящие за рамки "естественного", потому что было трудно понять, что еще с ними делать. Я хорошо помню, что еще мальчиком я был поражен тем фактом, что в систематических книгах нельзя было найти ничего о многих хорошо зарекомендовавших себя садовых формах растений или о наших домашних животных, которые, казалось, рассматривались как в некотором смысле искусственные продукты и как таковые не заслуживали научного рассмотрения. Но именно ими Дарвин особенно заинтересовался, сделав их фактически основой своей теории, поскольку от них он перешел к самому принципу трансформации, который был его самым важным дополнением к более ранним изложениям теории эволюции.

Он исходил из существования разновидностей, которые можно наблюдать у очень многих диких видов. Ход его мыслей был примерно следующим: если виды действительно возникли в результате постепенного процесса трансформации, то разновидности следует рассматривать как возможные первые шаги к появлению новых видов; следовательно, если только нам удастся выяснить причины, лежащие в основе образования каких бы то ни было разновидностей, мы обнаружим причины трансформации видов. Итак, мы находим, безусловно, наибольшее количество разновидностей и наиболее заметных среди наших одомашненных животных и растений, и если мы не предполагаем, что каждое из них произошло от особого дикого вида, причина, по которой среди них произошло такое обилие разнообразнообразования, должна заключаться в условиях, которые влияют на соответствующие виды в ходе одомашнивания; и нам остается проанализировать эти условия, пока мы не выйдем на след действующих факторов. С этим убеждением Дарвин посвятил себя изучению одомашненных животных и растений.

Первым важным было доказать, что каждая разновидность имела в качестве предка не отдельный дикий вид, а что все богатство наших одомашненных пород произошло, в каждом случае, от одного или, по крайней мере, от нескольких диких видов. Конечно, я не могу здесь резюмировать многочисленные факты, которые были систематизированы Дарвином, особенно в его более поздних работах, особенно в его работе *"Одомашниваемые животные и растения"*, но это не обязательно для понимания его выводов, и поэтому я ограничусь несколькими примерами.

Давайте сначала возьмем домашнюю собаку, *Canis familiaris*, Линне. У нас в настоящее время насчитывается не менее семи основных пород, каждая из которых имеет свои подвиды, часто многочисленные. Таким образом, существует сорок восемь подвидов, которые используются в качестве охранников наших домов, "домашних собак" в ограниченном смысле этого слова, тридцать подвидов собак с шелковистой шерстью (собаки кинг-Чарльз, ньюфаундленды и др.), двенадцать терьеров и тридцать пять спортивных собак, среди них такие различные формы, как дирхаунд и пойнтер. У нас есть еще девятнадцать подвидов бульдогов, тридцать пять борзых и шесть голых или безволосых собак. Не только основные породы, но даже подпороды часто отличаются друг от друга так же заметно, как дикие виды, и сначала необходимо решить вопрос, не имеет ли каждая из совершенно разных пород особого дикого вида в качестве предка.

Однако очевидно, что этого не может быть, поскольку такого количества видов диких собак никогда не существовало на земле. Мы также знаем, что 4000 или 5000 лет назад в Индии и Египте существовало большое количество пород собак. Там были собаки-парики, куры, борзые, мастифы, домашние собаки, комнатные собачки и терьеры. Невозможно, чтобы продукты всех земель могли в то время быть собраны в одно целое, и немыслимо, чтобы в одной стране Индии могло существовать так много диких видов.

С другой стороны, однако, нельзя утверждать, что все наши нынешние породы произошли от *одного* дикого вида; гораздо более вероятно, что несколько диких видов были одомашнены в разных странах.

Часто предполагалось, что многообразие наших нынешних пород было вызвано скрещиванием различных прирученных видов. Однако этого не может быть, поскольку скрещивание приводит только к гибридным беспородным формам, а не к отдельным породам с совершенно новыми признаками. Верно, что все породы собак могут быть очень легко скрещены друг с другом, но в результате получаются не новые породы, а те бесчисленные и преходящие промежуточные формы, которые собаковод презирает как бесполезные для его целей. Следовательно, именно под влиянием одомашнивания в сочетании со скрещиванием несколько диких видов дали начало различным породам собак.

Родословная лошади гораздо более ясна, чем у собаки. Даже в этом случае, конечно, нельзя определенно назвать предков дикой формы, но весьма вероятно, что она была серо-коричневого цвета и похожа на диких лошадей наших дней. Дарвин предполагает, что у него также должна была быть черная полоса на спине, которая характерна для домашнего осла и нескольких диких видов ослов, основываясь на том факте, что спинная полоса часто встречается у жеребят, особенно у жеребят серо-коричневого окраса.

Но хотя не может быть никаких сомнений в том, что это следует интерпретировать как возврат к признакам отдаленного предка, из этого никоим образом не следует, что у *прямой* наследственной формы должна была быть эта полоса. Я более склонен полагать, что предок, носивший этот знак, был значительно более отдаленным и жил до того, как произошла дифференциация лошади от осла. Сам Дарвин отметил замечательный факт, что в редких случаях, особенно у жеребят, может присутствовать не только полоса на спине, но и более или менее отчетливые полосы зебры на ногах и холке: это, однако, следует интерпретировать как возврат к признакам гораздо более отдаленного предка, общего предка всех наших современных лошадей и ослов, который, должно быть, был полосатым по всему телу, подобно зебре, живущей сейчас в Африке.

Ни по одной из современных диких лошадей нельзя доказать, что они не произошли от одомашненных предков; более того, мы можем с уверенностью сказать, что тысячи диких лошадей, которые бродят по равнинам Северной и Южной Америки, произошли от домашних лошадей, поскольку в то время, когда европейцы открыли Америку, в ней не было лошадей. По всей вероятности, наша лошадь возникла в Средней Азии, была там впервые одомашнена и оттуда постепенно была завезена в другие страны. В Египте он впервые появляется на памятниках в семнадцатом веке до нашей эры и, по-видимому, был введен гиксосами-завоевателями. На древних ассирийских памятниках изображена погоня за дикими лошадьми, причем их не ловили, а убивали стрелами и копьями, подобно льву и газели.

Но даже если бы два диких вида лошадей были приручены в разных частях великого азиатского континента, эти два одомашненных животных сильно различались бы и самым разнообразным образом, как мы можем заключить из наших различных пород лошадей в наши дни. Их очень много, и многие из них очень существенно отличаются друг от друга. Если мы подумаем об арабской лошади легкого телосложения и поставим рядом с ней маленького пони или огромного першерона, мощную ломовую лошадь из старой французской провинции Лаперш, которая легко тянет груз в пятьдесят килограммов, мы столкнемся с различиями, столь же значительными, как между естественными видами. И мы можем понять, сколько пород лошадей сейчас существует на земле, если вспомним, что почти на каждом океаническом острове есть своя особая порода пони. Не только на холодных Шетландских островах, Англии, Сардинии и Корсике, но почти на каждом из крупных островов обширного Индийского Архипелага есть по одному, а на Борнео и Суматре их несколько.

Но наиболее убедительным доказательством происхождения от одного дикого вида являются голуби, и поскольку выведение новых пород среди них велось и будет продолжаться с особым энтузиазмом и обдуманностью, я предлагаю остановиться на них несколько подробнее.

Работа Дарвина неопровержимо доказывает, что все современные породы голубей произошли от одного дикого вида - скального голубя, *Columba livia*. По внешнему виду эта форма, которая до сих пор живет в диком состоянии, мало чем отличается от нашего полудикого сине-серого полевого голубя. У него тот же металлический отблеск на перьях шеи, те же две черные поперечные полосы на крыльях, а также полоса над хвостом, и он также имеет тот же грифельно-голубой общий цвет. В настоящее время все породы голубей без ограничений фертильны *inter se*, так что любую породу можно скрещивать с любой другой, и часто случается, что в продуктах такого скрещивания проявляются признаки, которыми родители, то есть две или более скрещенных пород, не обладали, но которые входят в число признаков скального голубя. Таким образом, Дарвин получил, скрещивая чисто белого веерохвоста с черной бородкой, гибриды, которые были частично черновато-коричневыми, частично смешанными с белыми, но когда он скрестил эти гибриды с другими от двух пород, которые также не были голубыми и не имели полос, он получил грифельно-голубого скального голубя с полосами на крыльях и хвосте. Позже мы выясним, насколько правильно рассматривать такие случаи как возвращение к отдаленным предкам, но пока что, если мы примем это как должное, мы имеем здесь доказательство происхождения наших пород от одного дикого вида. Это подтверждается также всем, что мы знаем о распространении скального голубя, а также о месте и времени его одомашнивания. Он до сих пор обитает на охраняемых скалами берегах Англии, Бретани, Португалии и Испании, а в

Индии и Египте в очень ранний период были ручные голуби. Голуби появлялись в меню фараона четвертой династии (3000 г. до н.э.), а об Индии мы знаем, по крайней мере, что в 1600 году нашей эры при дворе одного из принцев насчитывалось 20 000 голубей.

Красота этой птицы и легкость, с которой ее можно приручить, очевидно, привлекли к ней внимание человека очень рано, и она была одним из домашних спутников человека на протяжении нескольких тысяч лет. Теперь мы можем выделить по меньшей мере двадцать основных рас (рис. 1), которые отличаются друг от друга так же заметно, как, если не более заметно, наиболее близкие родственники из 288 диких видов голубей, населяющих землю. У нас есть разносчики и акробаты, коротышки и барбусы, дутыши, тюрбиты и яacobинцы, трубачи и смехачи, веерохвосты, ласточки, индийские голуби и т. Д.

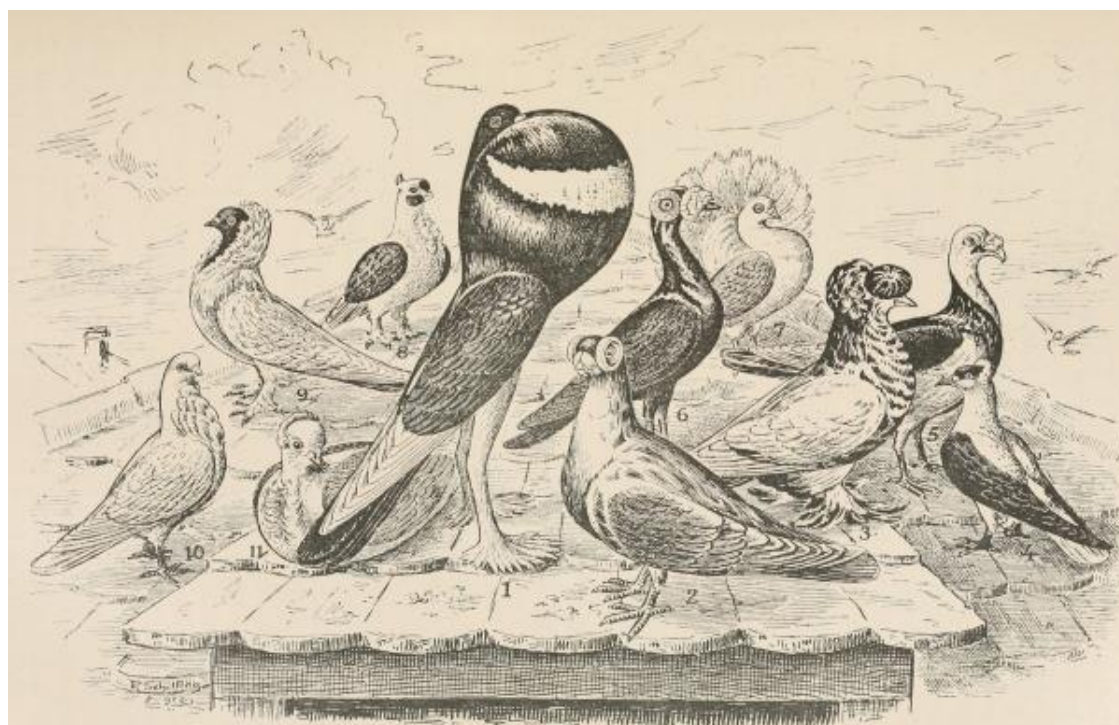


Рис. 1. Группа различных рас домашних голубей (по Прютцу). 1. Дутыш. 2. Индийский барб. 3. Бухарестский трубач с завитком из перьев (*Нельке*) на лбу. 4. Nürnberg swallow. 5. Nürnberg bagadotte. 6. Английский перевозчик. 7. Веерохвост. 8. Восточный тюрбан. 9. Schmalkaldener Jacobin. 10. Китайская сова. 11. Немецкий турбит.

Каждая из этих рас распадается на подрасы; таким образом, существуют немецкая, английская и голландская дутые голуби. В книгах о голубях упоминается более 150 видов, которые совершенно отличаются друг от друга и правильно размножаются, то есть всегда производят на свет похожих на себя детенышей.

Не вдаваясь в подробное описание ни одного из них, я хотел бы привлечь внимание к тому, как различались между собой определенные персонажи. Окрас является второстепенным расовым признаком, поскольку сам по себе цвет еще не составляет расу, однако окраска внутри конкретной подрасы обычно очень резко очерчена, и в каждой породе есть подрасы разных цветов. Так, есть белые, черные и голубые веерохвостки, есть белые чайки с красно-коричневыми крыльями, но есть и красные с белыми головами, и белые неваляшки с

черными головами и т.д. Иногда встречаются очень необычные окрасы и цветные отметины. Так, одна из подрас акробатов обладает своеобразным глинисто-желтым окрасом с черными отметинами, в остальном редким среди голубей и почти наводящим на мысль о степной курочке; есть также медно-красный пятнистый голубь, вишнево-красный гимпель, голуби жаворонкового окраса и т. Д. Затем мы находим все возможные сочетания цветов, ограниченные вполне определенными участками тела; так, у нас есть белые турбинчики с красной головой, красным хвостом и красными кончиками крыльев, или белые турбинчики с черной головой, красные турбитки с белой головой, индийские голуби совершенно черные, за исключением белых кончиков крыльев, и так далее. Распределение окраса часто бывает очень сложным, но, тем не менее, все особи этой породы демонстрируют его совершенно одинаково. Так, существуют так называемые блондинетки, у которых почти все тело медно-красное, но крылья белые, за исключением того, что каждое перо имеет на закругленном конце черно-красную бахрому. Я бы никогда не подошел к концу, если бы попытался дать хоть сколько-нибудь полное представление о разнообразии окраски различных пород голубей.

Даже такой важный и среди диких видов необычайно постоянный орган, как клюв, варьировался у голубей в поразительной степени. Почтовые голуби (рис. 1, № 6) имеют чрезвычайно длинный и крепкий клюв, который, кроме того, покрыт густым красным наростом черепа, в то время как у турбитов и сов (рис. 1, № 8 и 10) клюв короче, чем у диких птиц. У многих пород даже форма клюва сильно отклоняется от нормы, как у багадотов (№ 5) с искривленным клювом.

Как и клюв, ноги различаются по своей длине. Дутыши (№ 1) стоят на своих длинных ножках, как на ходулях, в то время как ножки "нюрнбергской ласточки" поразительно маленькие. Также примечателен и сильно отличается от диких видов густой рост перьев на ступнях и пальцах ног у дутышей и трубачей (рис. 1, № 1), а также у некоторых других пород, что наводит на мысль о расположении перьев на крыле.

Кроме того, количество и размер крыльевых и рулевых перьев у разных пород часто значительно отклоняются от нормы. У веерохвоста (№ 7) в его наиболее совершенной форме имеется сорок рулевых перьев вместо двенадцати, обычных у дикого скального голубя, и они расположены вертикально, как веер, в то время как голова и шея птицы резко загнуты назад. У похожих на курицу голубей рулевых перьев мало и они короткие, так что у них прямой хвост, как у курицы. Я уже упоминал о необычном карункулированном кожном наросте на клюве многих пород; такие складки также часто окружают глаз и, как у индийского бородача (№ 3), развиваются в хорошо сформированные толстые круглые гребни, в то время как у английского носителя (№ 6) они лежат вокруг клюва в виде бесформенной массы мяса.

Даже череп претерпел множество изменений, что можно наблюдать даже у живой птицы многих пород с коротким лбом. У разных пород также можно обнаружить различия в количестве и ширине ребер, длине грудной кости, количестве и размере хвостовых позвонков. Что касается внутренних органов, то зоб у многих пород, но особенно у дутышей (№ 1), достиг огромных размеров, и с этим размером обычно ассоциируется привычка выдувать его воздухом и принимать характерно вертикальное положение.

О том, что изменения произошли и в самой тонкой структуре мозга, свидетельствуют некоторые новые инстинкты, такие как трубящий звук трубачей, воркование других птиц и молчание еще у других пород, а также любопытная привычка акробатов быстро и вертикально подниматься на значительную высоту, а затем переворачиваться один или даже

несколько раз в процессе спуска. В отличие от этого, другие породы, такие как веерохвостки, полностью отказались от привычки высоко летать и обычно остаются рядом с голубятней.

Наконец, позвольте мне упомянуть, что необычное развитие отдельных перьев или групп перьев стало расовым признаком, от которого зависят такие замечательные структуры, как накладка из перьев, наброшенная на голову у якобинцев (№ 9), шапочка или плюмаж на голове у различных пород, белая борода у бородатого боксера, воротнички, которые ложатся как воротник рубашки на грудь или спускаются по бокам шеи (№ 8 и 10), и круг из перьев, обозначающий основание клюва у бухарестского трубача (№ 3).).

После сказанного вряд ли нужно добавлять, что размеры всего тела различаются у разных рас. Но различия очень значительны, поскольку, согласно Дарвину, один из самых крупных голубей-коротышек весил ровно в пять раз больше, чем один из самых маленьких неваляшек с коротким лбом, и на иллюстрации (рис. 1) дутыш выглядит гигантом рядом с маленькой бородкой слева от него.

Таким образом, мы видим, что почти каждая часть тела голубя изменилась при одомашнивании самыми разнообразными способами и в высокой степени; и то же самое верно для нескольких других одомашненных животных, домашней птицы, лошадей, овец, крупного рогатого скота, свиней и так далее, хотя в их случае дело не совсем так однозначно, поскольку происхождение от одного дикого вида не может быть доказано и во многих случаях маловероятно. Но в случае голубей это общее происхождение несомненно, и теперь мы должны выяснить, каким образом были вызваны все эти вариации от родительской формы.

Ответ на этот вопрос облегчается тем фактом, что новые породы возникают даже сейчас и что, по крайней мере, в какой-то степени, их можно вызвать к возникновению сознательно и намеренно. В Англии, а также в Германии и Франции существуют ассоциации по разведению птиц, и в Англии особенно многочисленны и высокоразвиты голубиные и птицеводческие клубы. Они ни в коем случае не ограничиваются простым сохранением чистоты существующих пород, они постоянно стремятся улучшить их, усиливая и акцентируя их характеры или даже принося совершенно новые качества, и во многих случаях им удается даже в этом последнем. За определенные новые вариации предлагаются призы, и, таким образом, среди заводчиков поощряется дух соперничества, и каждый стремится как можно быстрее получить желаемый характер. Дарвин говорит: "Английские судьи решили, что гребень испанского петуха, который до этого безвольно свисал вниз, должен стоять торчком, и через пять лет эта цель была достигнута; они постановили, что у кур должны быть бороды, и шесть лет спустя пятьдесят семь групп кур, выставленных в Хрустальном дворце в Лондоне, были бородатыми". Однако трансформация не всегда происходит так быстро; так, например, потребовалось тринадцать лет, прежде чем у определенной породы акробатов появилась белая головка. Но заводчики изменяют каждую видимую часть тела так, как им кажется нужным, и за последние пятьдесят лет они действительно внесли очень значительные изменения во многие породы. Их метод заключается в тщательном отборе для разведения тех птиц, которые уже обладают слабыми зачатками желаемого признака. Одомашненные животные в целом обладают более высокой степенью изменчивости, чем дикие виды, и заводчик пользуется этим преимуществом. Предположим, речь идет о добавлении перьевого короны гладкоголовой породе, выбирается птица, у которой перья на затылке немного длиннее, чем обычно, и ее спаривают для разведения. Среди его потомков, вероятно, найдутся такие, у которых также будут эти слегка выступающие перья, и, возможно, найдется тот или иной из них, у которого эти перья значительно удлинены. Затем его используют для размножения, и, постоянно действуя таким образом и отбирая для размножения из

поколения в поколение только тех особей, которые наиболее приближаются к желаемой цели, желаемый признак, наконец, закрепляется.

Таким образом, желаемые преобразования достигаются не путем скрещивания различных пород, а путем терпеливого накопления незначительных вариаций на протяжении многих поколений. Это волшебная палочка, с помощью которой опытный заводчик производит свои различные породы, можно сказать, подобно тому, как скульптор лепит и переделывает свою глиняную модель в соответствии со своей фантазией. В полном соответствии со своей фантазией селекционер вывел все фантастические формы, с которыми мы знакомы среди голубей, простые вариации, которые бесполезны ни для самой птицы, ни для человека, которые просто удовлетворяют прихоти человека, во многих случаях даже не удовлетворяя его чувства красоты. Ибо многие из существующих пород голубей, кур и других домашних животных отнюдь не красивы, их тело часто негармонично по строению, а иногда и просто чудовищно.

Среди голубей, как и среди других домашних животных, произошли некоторые изменения, которые не только бесполезны для их владельцев, но и были бы фактически невыгодны, если бы они жили в естественных условиях. У некоторых очень короткоклювых пород голубей клюв настолько короткий и мягкий, что детеныши больше не могут использовать его для царапания и разбивания яичной скорлупы и трагически погибли бы, если бы не помощь человека. Йоркширская свинья превратилась в такого жирного колосса на слабых, коротких ногах, что, если бы она зависела от собственных ресурсов, она не смогла бы добывать себе пищу, не говоря уже о том, чтобы убежать от хищного зверя; а среди лошадей тяжелая ломовая лошадь и наездник одинаково непригодны для борьбы с опасностями дикой жизни или с превратностями погоды.

Селекция многое сделала для создания полезных для человека вариаций. Таким образом, у нас есть породы крупного рогатого скота, которые превосходны по мясу, или по молоку, или как тягловые животные, и овцы, которые превосходны по мясу или шерсти, и до какой степени может быть доведено совершенствование полезного качества, показано в отношении тонкости шерсти этой лучшей породой овец, мериносом, у которого вместо 5500 волосков, приходящихся на квадратный дюйм у древнегерманских овец, 48000.

Нередко это особая стадия вида, выведенная человеком, в то время как другие стадии остались более или менее неизменными. Так обстоит дело с одним из немногих одомашненных насекомых - шелкопрядом. Только кокон полезен человеку, и в соответствии с коконом различают различные породы, отличающиеся тонкостью, цветом и т. Д.; Но никакие породы нельзя различить по отношению к личинкам или совершенным насекомым. Среди крыжовника существует около ста разновидностей, различающихся по форме, цвету, величине, толщине кожицы, волосатости и т.д. плодов, но маленькие, неприметные зеленые соцветия, на которые селекционеры не обращают внимания, одинаковы у всех. С другой стороны, у анютиных глазок (*Виола трехцветная*) сорта различаются только по цветкам, в то время как семена у всех остались одинаковыми.

Можно спросить, как кому-либо могло прийти в голову, например, когда голубей только начинали одомашнивать, пожелать обзавестись веерохвостками или дутышами, если он заранее не мог представить их себе в уме. Дарвин отвечает на это возражение, что не всегда сознательный и методичный искусственный отбор, такой, как практикуется сейчас, приводил к возникновению пород, но что они очень часто были результатом, и поначалу, возможно, всегда, бессознательного отбора. Когда дикари приручали собаку, они использовали "лучших" из своих собак для разведения, то есть выбирали тех, которые в

высшей степени обладали качествами, которые они ценили, например, бдительностью, или, если собака предназначалась для охоты, острым нюхом и быстротой. Таким образом, тело животного было бы изменено в определенном направлении, особенно если бы помогало соперничество и если бы каждый стремился обладать собакой такой же хорошей, как у его товарищей по племени, или даже лучше, чем у них. То, что совершенно определенные изменения в форме тела могут, таким образом, происходить бессознательно, хорошо проиллюстрировано на примере скаковой лошади. Это возникло в течение последних двухсот лет просто потому, что для разведения всегда отбирались самые быстрые из продуктов скрещивания арабской и английской лошадей. Невозможно было предсказать, что лошади с тонкой шеей, маленькой головой, длинным крупом и стройными ногами обязательно будут самыми быстрыми бегунами; но именно такая форма получилась в результате отбора — очень уродливая, но очень быстрая лошадь. Этот бессознательный отбор, несомненно, должен был сыграть большую роль на ранних стадиях эволюции пород наших домашних животных.

Но даже при полностью сознательном и методичном селекционном выведении определенных признаков заводчик редко изменяет только тот, на котором сосредоточено его внимание; обычно изменяется довольно много других признаков помимо его намерения, как неизбежное сопровождение желаемой вариации, к которой было приковано внимание. Существуют породы кроликов, у которых уши безвольно свисают вниз вместо того, чтобы стоять прямо, и у этих так называемых вислоухих кроликов ушные мышцы частично дегенерированы, и как следствие этого отсутствия мышечного напряжения череп принял другую форму. Таким образом, изменение одной части может влиять на развитие второго и третьего органа и даже не останавливаться на достигнутом, поскольку очень часто влияние проникает гораздо глубже и затрагивает довольно отдаленные части тела.

Если бы кому-нибудь удалось добавить пару тяжелых рогов породе безрогих овец, параллельно с ходом этой вариации, на которую была направлена эта вариация, последовал бы длинный ряд вторичных изменений, которые затронули бы по крайней мере всю переднюю половину тела; череп стал бы толще и прочнее, чтобы выдерживать вес тяжелых рогов; шейное сухожилие (*ligamentum nuchæ*) должно было стать толще, чтобы удерживать тяжелую голову, а также мышцы шеи; остистые отростки шейного и затылочного отделов должны были стать толще. спинные позвонки стали бы длиннее и крепче, и передним конечностям тоже пришлось бы приспосабливаться к более тяжелой нагрузке. Таким образом, каждый организм напоминает, так сказать, мозаику, из которой ни одна отдельная группа частей не может быть взята и заменена другой без того, чтобы в какой-то мере не нарушить взаимосвязь и гармонию целого: чтобы восстановить это, части вокруг измененной части должны быть сдвинуты или заменены другими.

Согласно Дарвину, именно к этому соотношению частей тела мы должны отнести вариации других частей тела, помимо той, которая намеренно изменена в ходе размножения. Следует признать, что взаимная зависимость частей играет очень важную роль в хозяйстве и развитии организма животного, как мы увидим позже, и эти связи все еще остаются для нас очень загадочными. Особенно это относится к связи между репродуктивными органами и так называемыми вторичными половыми признаками. Удаление репродуктивных органов или гонад вызывает, например, у Человека, если оно произведено в молодости, сохранение детского голоса и неразвитость бороды; у оленя не появляются рога, а у петуха гребень развивается не идеально и т.д., Но мы пока не в состоянии ясно понять, почему это должно быть так.

ЛЕКЦИЯ III

ТЕОРИЯ ДАРВИНА (продолжение)

Естественный отбор—Изменчивость—Борьба за существование—Геометрическое соотношение темпов роста—Нормальная численность и коэффициент элиминации у вида—Случайные причины вымирания—Зависимость силы вида от врагов—Борьба за существование между особями одного и того же вида—Естественный отбор затрагивает все органы и стадии—Краткое содержание.

В искусственном отборе, посредством которого, с сознательным намерением или без него, возникли наши домашние животные и культурные растения, очевидно, должны присутствовать три вида взаимодействующих факторов: во-первых, *изменчивость* вида; во-вторых, способность организма *передавать* свои особые признаки потомству; и в-третьих, *селекционер*, который отбирает особые качества для разведения. Ни один из факторов не может быть исключен; селекционер ничего не смог бы добиться, если бы ему не были представлены вариации частей тела в том особом направлении, в котором он желает, чтобы они изменялись; неопределенная вариация, то есть вариация, не направляемая отбором, никогда не привела бы к образованию новых пород; вид, вероятно, со временем превратился бы в пеструю смесь всевозможных вариаций, но порода с определенными признаками, передающимися в чистоте своим потомкам, никогда не могла бы быть создана. Наконец, любой процесс селекции был бы бесполезен, если бы появившиеся вариации не могли передаваться.

Дарвин предполагает, что процессы трансформации, весьма сходные с теми, которые происходят под руководством Человека, происходят и в природе, и что именно они в основном вызывали и направляли трансформации видов, имевшие место в ходе истории земли. Этот процесс он называет *естественным отбором*.

Легко допустить, что два из трех факторов, необходимых для процесса селекции, присутствуют также в естественных условиях жизни видов. Изменчивость в той или иной степени отсутствует ни у одного вида животных или растений, хотя у одного она может быть больше, чем у другого, и не подлежит сомнению, что врожденные различия, отличающие одну особь от другой, способны передаваться. Только неподготовленному наблюдателю все особи вида кажутся одинаковыми; например, все садовые белки, или все особи маленькой черепаховой бабочки (*Vanessa urticae*), или все зяблики. Если тщательно сравнить особи, то станет ясно, что даже у этих относительно постоянных видов ни одна особь не похожа в точности на другую; что даже у бабочек двадцать черных чешуек могут образовывать особое пятно на крыльях у одной особи и тридцать или двадцать пять у других; что длина тела, ног, усиков, хоботка имеют незначительные различия; и вполне вероятно, что одно и то же сочетание совершенно сходных частей тела никогда не встречается дважды. У многих животных это, конечно, не может быть доказано, потому что наши возможности диагностики недостаточно хороши, чтобы иметь возможность непосредственно оценить различия, и потому что сравнение измерений всех частей тела в деталях практически невозможно. Таким образом, мы можем здесь ограничиться различиями в человеческой расе, которые мы можем распознать с легкостью и уверенностью. Даже в том, что касается одного только лица, все люди отличаются друг от друга, и, какими бы многочисленными и полными ни были сходства, невозможно найти двух человеческих существ, у которых даже черты лица были бы

в точности схожи. Даже так называемых "идентичных близнецов" всегда можно отличить, если их напрямую сравнить лично или на фотографии, и если принять во внимание остальные части тела, мы обнаружим множество небольших, иногда даже измеримых различий.

То же самое верно и в отношении животных, и только отсутствие у нас практики является причиной того, что мы часто не в состоянии обнаружить их индивидуальные различия. Говорят, что чешские пастухи знают лично и способны отличить от всех остальных каждую овцу в своих многотысячных стадах. Таким образом, факторы изменчивости и трансмиссивности должны быть приняты во внимание, и остается только спросить: кто играет роль селекционера в дикой природе? Ответ на этот вопрос составляет ядро всей дарвиновской теории, которая приписывает эту роль условиям жизни, определенному отношению индивидов к внешним воздействиям, с которыми они сталкиваются в течение своей жизни и которые вместе составляют их "борьбу за существование".

Чтобы прояснить эту идею, я должен в некоторой степени отклониться.

Общеизвестным фактом является то, что у каждого вида животных или растений образуется больше микробов и особей, чем достигает зрелости или становится способным к размножению. Многочисленные молодые особи погибают на ранней стадии, часто из—за неблагоприятных обстоятельств - холода, засухи, сырости, или от голода, или от рук своих врагов. Когда мы спрашиваем, кто из потомства погибает рано, а кто выживает, чтобы продолжить вид, мы на первый взгляд склонны предположить, что это полностью вопрос случая; но это как раз то, что оспаривал Дарвин. Это не только случайность, это, прежде всего, различия между индивидами, которые позволяют им лучше или хуже противостоять неблагоприятным обстоятельствам и таким образом решать, согласно его мнению, кто погибнет, а кто выживет. Если это так, то мы имеем дело с настоящим процессом отбора, который гарантирует, что "лучшие", то есть наиболее способные к сопротивлению, выживают для размножения, будучи, таким образом,, так сказать, "отобранны".

Однако можно спросить, почему так много особей должно погибать в молодости и нельзя ли было устроить так, чтобы все или, по крайней мере, большинство дожили до размножения. Но это невозможно, неосуществимо по той среди прочих причин, что организмы размножаются в геометрической прогрессии и что их потомство очень скоро превысило бы пределы вычислимости. Этого не происходит, поскольку установлен предел, который они ни в коем случае не могут переступить, — которого, на самом деле, как мы увидим, они никогда не достигают, - я имею в виду пределы пространства и запасов пищи. Каждый вид в силу естественных потребностей своей жизни ограничен определенной средой обитания, сушей или водой, но большинство из них еще более строго ограничено определенной областью земной поверхности, которая одна обеспечивает подходящий для них климат или где только и могут быть реализованы еще более специализированные условия их существования. Так, например, появление определенного вида растения определяет появление животного, которое зависит от него в качестве источника пищи. Если бы они могли бесконтрольно размножаться, то есть без потери многих своих потомков, каждый вид заполнил бы область своего обитания и исчерпал бы все свои запасы пищи, и таким образом привел бы к собственному истреблению. Кажется, это каким-то образом предотвращается, потому что на самом деле этого не происходит.

Возможно, можно представить, что этого можно было бы избежать путем регулирования продуктивности вида и что те виды, которые не имеют большой площади распространения или могут рассчитывать только на относительно ограниченный запас пищи, также имеют

низкую скорость размножения, но это не так; даже самой низкой скорости размножения очень скоро будет достаточно, чтобы заставить любой вид заполнить все доступное пространство и полностью исчерпать свой запас пищи. Дарвин приводит в качестве примера слона, который начинает размножаться только в тридцать лет и продолжает это делать примерно до девяноста, но так медленно, что за эти шестьдесят лет производится только три пары детенышей. Тем не менее, через 500 лет пара слонов была бы представлена пятнадцатью миллионами потомков, если бы все детеныши дожили до того момента, когда стали способны к размножению. Вид птиц с продолжительностью жизни в пять лет, в течение которого он размножается четыре раза, производя на свет и воспитывая по четыре детеныша каждый раз, в течение пятнадцати лет имел бы 2000 миллионов потомков.

Таким образом, хотя плодовитость каждого вида, по сути, точно регулируется, низкая скорость размножения сама по себе недостаточна для предотвращения чрезмерного увеличения численности какого-либо вида, равно как и количество соответствующих запасов пищи. Будь это очень большое или очень маленькое количество, мы видим, что в действительности оно никогда не расходуется полностью, что на самом деле всегда остается гораздо большее количество, чем было израсходовано. Если бы прирост зависел только от запасов пищи, то, например, в их тропической родине было бы достаточно пищи для во много тысяч раз большего количества слонов, чем на самом деле водится; и среди нас кокшаферы могли бы появиться в гораздо большем количестве, чем они появляются даже в самый плохой кокшаферный год, поскольку все листья со всех деревьев никогда не съедаются; огромное количество листьев и огромное количество деревьев остаются нетронутыми даже в те годы, когда прожорливые насекомые наиболее многочисленны. Точно так же розовая тля, несмотря на свое чрезвычайно быстрое размножение, никогда не уничтожает все молодые побеги розового куста, или все розовые кусты в саду, или всю территорию, на которой растут розы.

В то же время следует отметить, что количество особей того или иного вида, несомненно, имеет некоторое отношение к количеству доступного запаса пищи; например, оно очень низкое среди крупных плотоядных, льва, орла и им подобных. В наших Альпах орлы стали реже с уменьшением численности дичи, и там, где одна орлиная пара устраивает свое гнездо, они в одиночку правят охотничьей территорией протяженностью более шестидесяти миль - заповедником, на который другим представителям того же вида не разрешается вторгаться. Если бы в таком заповеднике было несколько пар орлов, они бы вскоре настолько истощили запасы пищи, что умерли бы с голоду. С другой стороны, многочисленные травоядные животные, например, серны и сурки, обитают в пределах охотничьих угодий пары орлов, поскольку пища, в которой они нуждаются, присутствует в значительно большем количестве.

Хотя верно, что количество особей данного вида, обитающих в определенной местности, не совсем одинаково из года в год, поскольку подвержено небольшим, а иногда, как в случае с тлей и жужелицами, очень большим колебаниям, тем не менее мы можем предположить, что *средняя численность* остается неизменной, что в течение столетия или, скажем, тысячи лет количество половозрелых особей, населяющих определенную местность, остается неизменным. Это, конечно, справедливо только при предположении, что за этот период во внешних условиях жизни не произошло больших изменений. Но до того, как Человек начал вмешиваться в природу, эти внешние условия оставались неизменными в течение гораздо более длительных периодов, чем мы предполагали. Назовем среднее число особей, встречающихся на такой однородной территории, *нормальной численностью* вида; это

число будет определяться, во-первых, количеством потомства, которое ежегодно производится на свет, и, во-вторых, количеством особей, которые ежегодно погибают, не достигнув зрелости. Поскольку плодовитость вида является определенной величиной, то и его уничтожение будет определенным, или, как мы можем сказать, когда нормальная численность при однородных условиях жизни остается постоянной, коэффициент истребления также останется постоянным. Следовательно, каждый вид подвержен совершенно определенному соотношению истребления, которое в среднем остается постоянным, и это причина, по которой вид не размножается сверх своей нормальной численности, несмотря на большой избыток запасов пищи и несмотря на плодовитость, которая у всех видов достаточна, чтобы привести к безграничному размножению.

Нетрудно рассчитать коэффициент элиминации для конкретного вида, если знать скорость его размножения; ибо, если нормальное число остается постоянным, из этого следует, что только двое из всего потомства, которое пара производит на свет в течение своей жизни, могут достичь репродуктивной зрелости, а все остальное должно погибнуть.

Предположим, например, что пара аистов производила на свет четырех детенышей ежегодно в течение двадцати лет, из этих восьмидесяти детенышей, которые рождаются в течение этого периода, в среднем семьдесят восемь должны погибнуть, и только двое могут стать взрослыми животными. Если бы более двух достигли зрелости, общее количество аистов увеличилось бы, а это противоречит предположению о постоянстве нормальной численности. В связи с фактом, на котором мы сейчас сосредоточиваем наше внимание, важно рассмотреть некоторые другие иллюстрации с той же точки зрения. Самка форели ежегодно производит около 600 икринок; предположим, что она остается способной к размножению всего десять лет, тогда элиминирующее число видов составит на 6000 меньше двух, то есть 5998, поскольку из 6000 икринок только две могут стать половозрелыми особями. Но у большинства рыб коэффициент истребления значительно выше этого. Таким образом, самка сельди ежегодно приносит 40 000 икринок, продолжительность жизни оценивается в десять лет, и это означает, что количество элиминации составляет 400 000 за вычетом двух, то есть 399 998. Карп откладывает 200 000 икринок в год, а осетр - два миллиона, и оба вида живут долго и сохраняют способность к размножению не менее пятидесяти лет. Но из всех 100 миллионов икринок, которые производит осетр, только две достигают своего полного развития и размножаются; все остальные погибают преждевременно.

Но даже с учетом этих примеров мы не достигли максимального числа элиминаций, поскольку многие низшие животные, не говоря уже о многих растениях, производят еще большее количество потомства. Левенгук подсчитал, что плодовитость нитевидного червя составляет шестьдесят миллионов яиц, а ленточный червь производит едва ли менее 100 миллионов.

Следовательно, существует постоянная связь между плодовитостью и коэффициентом элиминации; чем выше последний, тем больше должен быть первый, если вид вообще хочет выжить. Пример ленточного червя делает это совершенно очевидным, поскольку здесь мы можем легко понять, почему плодовитость должна быть такой огромной, поскольку мы знаем о длинной цепи случайностей, от которых зависит успешное развитие этого животного. Обыкновенный ленточный червь человека, *Tænia solium*, не откладывает яиц, они остаются заключенными в одном из освобожденных суставов, или "проглотидах". Только если этот освобожденный сустав или один из эмбрионов внутри него случайно будет съеден свиньей или другим млекопитающим, может произойти успешное развитие, и даже тогда, несмотря на трудности и возможные неудачи, и не сразу во взрослых животных, а сначала в

микроскопически крошечных личинок, которые могут проложить себе путь в стенках кишечника или, если им повезет, могут попасть в кишечник. кровоток и переноситься по нему в отдаленную часть тела. Там они развиваются в "корь", так называемых пузырьных глистов, внутри которых возникает головка ленточного червя. Но для того, чтобы этот червь мог стать полноценным и репродуктивным взрослым червем, свинья должна умереть, и следующий необходимый шаг заключается в том, чтобы человек или другое млекопитающее случайно проглотило кусок мяса зараженного первого хозяина сырым! Только тогда удачливый пузырьный червь, проглоченный вместе с мясом, достигает цели своей жизни, то есть подходящего места для созревания, пищевого канала человеческого существа. Очевидно, что должно быть потеряно бесчисленное количество яиц для одного, которому удастся пройти весь путь развития, так сильно зависящий от случая. Отсюда необходимость такой огромной продуктивности яиц.

Во многих случаях очень трудно определить причины элиминации, которые удерживают вид в должных рамках. Враги, то есть другие виды, которые используют данный вид в качестве пищи, играют важную роль; часто, однако, причина кроется в неблагоприятности внешних условий, в случайности, которая благоприятствует только одному из тысячи. Дубу потребовалось бы произвести только одно семя за 500 лет своей жизни, если бы было точно известно, что из этого одного вырастет дуб; но большинство маленьких желудей съедается свиньями, белками, насекомыми и т. Д., Прежде чем они успевают прорасти, тысячи падают на землю, уже густо покрытую растительностью, где они не могут пустить корни, и даже если им удастся найти незанятое место для прорастания, молодые растения все еще окружены тысячами опасностей - возможностью быть съеденными множеством животных, больших и маленьких, и т. Д. о том, что он задыхается от окружающей растительности, и так далее. Таким образом, мы можем понять, в некоторой степени, хотя и лишь приблизительно, почему дуб должен год за годом давать тысячи семян, чтобы вид мог поддерживать свою нормальную численность и не подвергаться истреблению; ибо очевидно, что постоянное, хотя и медленное уменьшение нормальной численности, так сказать, регулярный дефицит, не может закончиться ничем иным, как постепенным вымиранием вида.

Но даже такое обилие семян - не самый высокий показатель плодородия, который мы встречаем в природе; возможно, среди более простых растений без цветов мы находим апогей. Было подсчитано, что одна ветвь прекрасного папоротника, столь распространенного в наших лесах, *Aspidium filix mas*, производит около четырнадцати миллионов спор. Они служат для распространения вида и разносятся ветром в виде пылинок, но сравнительно немногие из миллионов вообще когда-либо прорастают, не говоря уже о том, чтобы полностью развиться во взрослые растения. Таким образом, мы видим, что кажущаяся расточительность природы является реальной необходимостью, непременным условием сохранения вида; плодовитость каждого вида связана с фактическими условиями истребления, которым он подвергается. Это ясно видно, когда вид попадает в новые и более благоприятные условия жизни, при которых у него обильные запасы пищи и мало врагов. Так было, например, с лошадьми, завезенными из Европы в Южную Америку, где они вернулись в дикое состояние и теперь представлены многотысячными стадами, бродящими по бескрайним травянистым равнинам. Если численность мелких певчих птиц в каком-либо регионе уменьшается, значительно увеличивается количество гусениц и других вредных насекомых, которые составляют часть их рациона. Колоссальные разрушения, которые время от времени производит в наших лесах столь страшная ночная бабочка, вероятно, частично зависят от уменьшения численности того или иного из многих животных, враждебных насекомым; но следует также принимать во внимание наличие в течение нескольких лет погодных условий, благоприятных

для личинок. Насколько чудовищно, фактически почти непостижимо, может увеличиться численность личинок при благоприятных условиях, показывают такие опустошения, как в Пруссии в 1856 году, когда были полностью уничтожены многие квадратные мили леса. Гусениц было так много, что даже с некоторого расстояния было слышно, как шуршат падающие экскременты, похожие на дождь, и было собрано десять центнеров яиц, в среднем 20 000 яиц весом в пол-унции!

Но было бы большой ошибкой заключать из этого огромного и внезапного увеличения числа особей, что нормальное количество особей определяется только количеством врагов. Среднее количество особей у вида зависит от многих других условий, особенно от протяженности доступной территории и от количества запасов пищи по отношению к размеру тела у данного вида. Я не могу останавливаться на этом сейчас, но я хочу указать, что для продолжения существования вида безразлично, является ли он "частым" или "редким", если мы предполагаем, что его нормальная численность остается в среднем постоянной на протяжении веков, то есть что его плодовитости достаточно, чтобы восполнить постоянные потери из-за врагов и других причин истребления. Из таких случаев внезапного и огромного увеличения числа особей, как эти случаи поражения гусеницами, можно было бы сделать вывод, что враги и другие причины уничтожения играли главную роль в регулировании нормальной численности вида. Но это только на первый взгляд так. Враги требуют определенной плодовитости у видов, на которые они охотятся, так что уничтожение в каждом поколении может быть эффективным; но количество пар, способных к размножению, таким образом решительно не определено. Мы не должны забывать, что количество врагов также, с другой стороны, зависит от количества жертв, и что нормальное количество врагов должно расти и уменьшаться вместе с количеством видов, на которые охотятся.

По этой причине такой огромный рост, как у гусениц, не может продолжаться долго; он несет в себе свои коррективы. Появление гусениц в таком огромном количестве само по себе увеличивает количество их врагов; певчие птицы, ихневмоны, личинки жуков и хищные жуки находят обильную и доступную пищу и поэтому размножаются так быстро, что с помощью растений-врагов гусеницы, особенно грибов, уничтожающих насекомых, они вскоре сокращают количество гусениц до их нормального количества или даже ниже его. Но затем начинается обратный процесс; врагов у гусениц становится меньше, потому что их пищи становится мало, и их нормальная численность снижается, в то время как численность гусениц постепенно снова увеличивается.

Когда количество лисиц в охотничьем районе увеличивается, количество зайцев, на которых они охотятся, уменьшается, и, с другой стороны, истребление лисиц Человеком приводит к увеличению количества зайцев в округе. В естественных условиях, то есть без вмешательства Человека, численность зайцев и лисиц постоянно уравнивалась бы, поскольку за каждым заметным увеличением численности зайцев следовало бы такое же увеличение численности лисиц, а это, в свою очередь, уменьшало бы численность зайцев, так что их больше не хватало бы для содержания такого количества лисиц, и их численность снова уменьшалась бы, пока количество зайцев снова не увеличилось бы из-за уменьшения преследования и истребления. В природе дело обстоит не так просто, потому что лисица питается не только зайцами, и на зайца охотится не только лисица; но иллюстрация может послужить разъяснению того факта, что между видами данной местности, между преследователями и преследуемыми поддерживается подвижное равновесие таким образом, что количество особей у двух видов всегда немного меняется вверх и вниз, и что каждый влияет на другого таким образом, что возникает регулирующий процесс. На

протяжении периодов значительной продолжительности среднее значение остается неизменным, то есть устанавливается *нормальное число*. Эта нормальная численность популяции представляет собой среднее значение, выше и ниже которого количество особей постоянно меняется. Конечно, редко бывает, чтобы взаимные влияния и правила были такими простыми, как в приведенном примере; обычно несколько или даже множество видов взаимодействуют друг с другом, и не только хищные звери и их жертвы, но и самые разнообразные виды животных и растений, которые вообще не находятся в какой-либо очевидной связи друг с другом. Более того, физические и особенно климатические условия также приводят к увеличению и сокращению нормальной численности вида.

Взаимоотношения между видами, живущими вместе на одной территории, настолько сложны, что я хотел бы привести еще две иллюстрации. Давайте сначала возьмем известный пример Дарвина о плодovitости клевера, которая зависит от количества кошек. Это, конечно, всего лишь воображаемый пример, но факты, на которых он основан, совершенно верны. Количество кошек, живущих в деревне, в определенной степени определяет количество полевых мышей по соседству. Они снова разрушают гнезда скромных пчел, которые живут в норах в земле, и, таким образом, количество скромных пчел зависит от количества полевых мышей и кошек. Но клевер должен опыляться насекомыми, если он хочет дать плодovитые семена, и только у скромной пчелы хоботок достаточно длинный, чтобы произвести опыление. Следовательно, количество ежегодно производимых семян клевера зависит от количества пчелиных семей и, в конечном счете, от количества кошек. И, на самом деле, смиренные пчелы были завезены в Новую Зеландию из Англии, потому что без них клевер не давал бы плодородных семян.

На травянистых равнинах Парагвая нет дикого крупного рогатого скота и лошадей из-за присутствия мухи, которая имеет пристрастие откладывать яйца в пупок новорожденных телят и жеребят, в результате чего телята или жеребята погибают от появляющихся личинок. Мы можем обоснованно предположить, что численный состав этого вида мух зависит от распределения насекомоядных птиц, численность которых, в свою очередь, определяется определенными хищными животными. Их количество опять же варьируется в зависимости от площади лесных угодий, и это определяется количеством жвачных животных, которые поедают молодую поросль леса (Дарвин).

То, что леса действительно могут быть полностью уничтожены жвачными животными, доказывалось, в частности, на примере острова Святой Елены. На момент открытия остров был покрыт густым лесом, но в течение 200 лет он был превращен в голую скалу козами и свиньями, которые пожирали молодую поросль настолько полностью, что деревья, которые были срублены или которые погибли, не были заменены.

Этот момент ярко иллюстрируется наблюдением Дарвина за обширной вересковой пустошью, на которой росло всего несколько групп старых сосен. Простого ограждения части вересковой пустоши было достаточно, чтобы внутри ограды выросла густая поросль молодых сосен-саженцев, а осмотр открытой части вересковой пустоши показал, что пасущийся скот съел все молодые сосны, выросшие из семян, и так снова и снова. На одном небольшом участке в траве стояли тридцать два маленьких деревца, и у некоторых из них было целых двадцать шесть годовых колец.

Насколько определенно число особей различных видов, обитающих на одной и той же территории, взаимно ограничивает и, таким образом, регулирует друг друга, Дарвин стремился проиллюстрировать также на примере первобытного леса, где многочисленные виды растений встречаются не в беспорядочном сочетании, а в определенной пропорции.

Мы можем найти примеры того же рода везде, где выращивание растений в том или ином районе было предоставлено самому себе. Если мы пройдемся по берегам нашей маленькой реки Драйзам, то увидим дикую путаницу самых разнообразных деревьев, кустарников и травянистых растений. Но, даже если это невозможно продемонстрировать, мы можем быть уверены, что они представлены в определенных количественных пропорциях, зависящих от природных качеств и потребностей каждого вида, от количества их семян и возможностей для их распространения, от благоприятного или неблагоприятного времени года, в которое они созревают, и от их различной способности укореняться в наихудшей почве и быстро давать всходы и т.д. Они взаимно ограничивают друг друга, так что вся флора берега реки будет состоять из одного процента. из этого вида - из одного процента. из того, а может быть, и из пяти процентов. на треть, и та же комбинация повторится в тех же пропорциях на берегах других рек нашей страны, поскольку внешние условия будут одинаковыми. То же самое должно быть верно и для фауны таких растительных зарослей; виды животных также взаимно ограничивают друг друга и тем самым регулируют численность особей, которая становится относительно стабильной на любой территории, где условия остаются неизменными. То есть достигается и сохраняется "нормальное число".

Таким образом, мы видим, что способность к безграничному размножению, присущая каждому виду, ограничена сосуществованием других видов; образно говоря, между видами, как растениями, так и животными, идет непрерывная борьба; каждый стремится как можно дальше размножиться, и каждый окружен другими и, насколько это возможно, лишен возможности это делать. "Борьба" — это ни в коем случае не только *прямое* ограничение численности особей, которое заключается в использовании одного вида другим в качестве пищи, например, хищных зверей и их жертв, или саранчи и растений; это в гораздо большей степени косвенное ограничение - образно говоря, борьба за пространство, за свет, за влагу среди растений, за пищу среди животных. Но все это, каким бы важным оно ни было, еще не исчерпывает содержания той "борьбы за существование", которой Дарвин и Уоллес приписывают роль размножающегося в процессе естественного отбора. Борьба, то есть взаимное ограничение видов, действительно может ограничить распространение вида и свести его нормальную численность, возможно, к нулю. Другими словами, это может привести к вымиранию, но не может сделать вид другим, чем он есть. Этого можно добиться только путем борьбы в пределах самого вида, и эта борьба обусловлена тем фактом, что из многочисленного потомства в среднем выживают — то есть достигают размножения — те, кто наиболее приспособлен, чье телосложение делает для них наиболее возможным преодоление трудностей и опасностей жизни и, таким образом, достижение зрелости. На самом деле мы видим, что большой процент представителей каждого поколения у всех видов всегда погибает, не достигнув зрелости. Если, таким образом, решение о том, кому погибнуть, а кому достичь зрелости, *не является делом одной лишь случайности*, а частично обусловлено конституцией растущей особи; если "наиболее приспособленные" в *среднем* выживают, а "наименее приспособленные" в среднем отсеиваются, то мы имеем здесь процесс отбора, полностью сравнимый с искусственным отбором, результатом которого должно быть "улучшение" вида, зависит ли это от одного набора признаков или от другого. Победоносные качества, которые ранее были свойственны определенным особям, должны были бы постепенно стать общим достоянием вида, если бы в каждом поколении все особи, достигшие размножения, обладали ими и, таким образом, могли передавать их своему потомству. Но те из потомков, которые не унаследовали их, снова оказались бы в невыгодном положении в борьбе за существование или, скорее, за достижение зрелости, если бы в каждом поколении достигал зрелости более высокий процент особей,

обладающих этими признаками, чем тех, которые ими не обладают. Этот процент должен увеличиваться в каждом поколении, потому что в каждом, опять же естественный отбор выбирает из сильнейших, и это должно, наконец, подняться на все 100% процентов., то есть, никто, кроме лиц этого сильнейший тип останутся выжившие.

Однако это еще не исчерпывает процесс, поскольку из результатов искусственного формирования породы мы можем сделать вывод, что выбранные признаки могут усиливаться от поколения к поколению, и что они будут продолжать делать это до тех пор, пока это дает им какое-либо преимущество в борьбе за существование, до тех пор, пока это будет приводить к более частому выживанию его обладателей. Рост прекратится только тогда, когда он достигнет высшей степени полезности, и таким образом могут быть сформированы новые признаки, подобно тому, как при искусственном отборе короткие, обращенные вверх перья якобинского голубя были усилены в перуке, перьевом навесе, покрывающем голову.

Несколько примеров естественного отбора сделают процесс более понятным. Наш заяц надежно защищен от обнаружения благодаря своему меху смешанного коричневого, желтого, белого и черного цветов, когда он прячется в своей форме среди сухих листьев подлеска. Легко пройти рядом с ним, не заметив его. Но если земля и кусты покрыты снегом, он заметно контрастирует с ними. Предположим теперь, что наш климат стал холоднее и что зима принесла продолжительный снег, зайцы, в шерсти которых было больше всего белого, имели бы преимущество в своей "борьбе за существование" перед своими более темными собратьями; их было бы легче обнаружить их врагам — лисе, барсуку, рогатой сове и дикой кошке. Из многочисленных зайцев, которые ежегодно становились бы добычей этих врагов, в среднем было бы больше темных особей, чем светлых. Следовательно, процент светлокожих зайцев будет увеличиваться от поколения к поколению, и чем дольше зима, тем острее будет выбор между темными и светлыми зайцами, пока, наконец, не останется никого, кроме светлых. В то же время окрас зайцев становился бы все более светлым, во-первых, потому, что все чаще и чаще случалось бы, что два светлых зайца спаривались, а во-вторых, потому, что через некоторое время борьба за существование велась бы уже не между светлыми и темными зайцами, а между светлыми зайцами и еще более светлыми. Таким образом, в конечном счете возникла бы раса зайцев-беляков, как это действительно произошло в арктических регионах и в Альпах.

Или давайте представим себе травянистое растение, по виду чем-то похожее на белладонну, с богатыми листьями и очень сочное, но не ядовитое. Несомненно, это была бы любимая пища лесных животных, и поэтому она встречалась бы лишь в редких случаях, поскольку лишь немногие особи были бы способны образовывать семена. Но теперь давайте предположим, что в стебле и листьях некоторых особей развивается вещество очень неприятного вкуса, что легко может произойти в результате очень незначительных изменений в химическом метаболизме растения, что же тогда может привести, как не то, что таких особей съедят с меньшей готовностью, чем других? Следовательно, должен последовать процесс отбора, и экземпляры растения, имеющие неприятный вкус, будут гораздо чаще сохраняться и, следовательно, будут давать семена гораздо чаще, чем те, которые приятны на вкус. Таким образом, количество невкусных растений будет увеличиваться из года в год. Если бы вещество, о котором идет речь, было не только невкусным, но и ядовитым или постепенно становилось таковым, со временем появилось бы растение, которое было бы абсолютно безопасно от поедания животными, как на самом деле является паслен (*Atropa belladonna*).

Или давайте предположим, что на участке воды обитает разновидность карпа, у которого до сих пор не было крупных врагов, и поэтому он стал ленивым и медлительным, и что из моря

на этот участок воды мигрирует крупный вид щуки. Сначала жертвами щуки станут многочисленные карпы, и численность щуки будет быстро увеличиваться. Но если бы не все карпы были одинаково ленивы и туповаты, если бы некоторые из них были проворнее и сообразительнее, они в среднем реже становились бы жертвами щуки, и в каждом поколении выживало бы множество особей с этими лучшими качествами, пока, в конце концов, не осталось бы других, и полезные признаки постепенно усилились бы, и таким образом возникла бы более активная и осторожная раса карпов.

Предположим, однако, что одних лишь повышенной активности и осторожности было бы недостаточно для сохранения колонии от вымирания; возможно, потребовалась бы также повышенная плодовитость, чтобы предотвратить постоянное снижение нормальной численности; но даже это могло бы в конечном итоге быть вызвано естественным отбором, если бы природа вида и общие условия его жизни позволяли. Поскольку у каждого вида существуют различия в фертильности, и если вероятность того, что некоторые из его яиц станут половозрелыми животными, была выше у более фертильной самки, чем у менее фертильной, то *при прочих равных условиях* должен был иметь место процесс отбора, который привел бы к увеличению фертильности, насколько это было возможно.

Очевидно, что такие процессы естественного отбора могут влиять на все части и признаки — размер и форму тела, а также отдельные части, внешнюю оболочку и ее цвет, каждый внутренний орган — и не только на телесные признаки, но и на психические, такие как интеллект и инстинкты. Согласно этому принципу, только биологически индифферентные признаки не могут быть изменены путем естественного отбора.

Естественный отбор также может вызывать изменения в любом возрасте, поскольку элиминация особей начинается с яйца, и любой вид яйца, который каким-либо образом лучше способен избежать элиминации, передаст свои полезные признаки своим потомкам, потому что получающиеся в результате молодые особи, таким образом, чаще достигают полного развития, чем детеныши из других яиц. Точно так же на каждой последующей стадии развития будут поддерживаться и усиливаться все черты, благоприятные для сохранения личности.

Из всего этого мы видим, что естественный отбор гораздо более могущественен, чем искусственный отбор, осуществляемый Человеком. В последнем случае изменение может быть вызвано только одним признаком одновременно, в то время как естественный отбор может влиять на целую группу признаков одновременно, а также на все стадии развития. Благодаря отсеvu особей, которые ежегодно истребляются, в среднем всегда выживают "наиболее приспособленные", то есть те, которые имеют наибольшее количество частей тела и зачатков частей в наиболее приспособленных условиях развития на каждой стадии. Чем дольше продолжается этот процесс отбора, тем меньше будут отклонения особи от этого стандарта и тем более незначительными будут различия в приспособленности, определяющие, что должно быть устранено, а что должно выжить, чтобы воспроизвести свои характеристики. В неизмеримых периодах времени, которыми располагает естественный отбор, и в неисчислимых количествах особей, на которые он может воздействовать, кроются существенные причины превосходства естественного отбора над искусственным отбором человека.

Подведем краткий итог: естественный отбор по существу зависит от кумулятивного увеличения мельчайших полезных вариаций в направлении их полезности; развивается и увеличивается только полезное, а великие эффекты достигаются медленно путем

суммирования множества мельчайших шагов. Естественный отбор - это саморегулирование вида, обеспечивающее его сохранение; его результатом является непрерывная адаптация вида к условиям своей жизни. Как только они изменяются, естественный отбор меняет свой способ действия, ибо то, что раньше было лучшим, теперь уже не таково; части тела, которые раньше должны были быть большими, теперь, возможно, должны быть маленькими, или наоборот; группы мышц, которые были слабыми, теперь должны стать сильными, и так далее. Условия жизни - это, так сказать, форма, в которую естественный отбор постоянно переливает виды заново.

Но философское значение естественного отбора заключается в том факте, что он показывает нам, как объяснить происхождение полезных, хорошо адаптированных структур чисто механическими силами и без необходимости прибегать к *директивным* действиям. Таким образом, мы впервые в состоянии понять, в какой-то степени, чудесную адаптацию организма к конечному результату, без необходимости призывать на помощь какую-либо сверхъестественную навязчивую силу со стороны Творца. Теперь мы понимаем, как чисто механическим способом, благодаря силам, всегда действующим в природе, все формы жизни должны соответствовать условиям своей жизни и точно приспосабливаться к ним, поскольку сохраняется только лучшее из возможного, а все менее полезное постоянно отвергается.

Прежде чем перейти к подробному изложению явлений, которые мы называем естественным отбором, я должен кратко заявить, что Дарвин никоим образом не приписывал естественному отбору все изменения, которые происходили в организмах с течением времени. С одной стороны, он придавал немалое значение коррелирующим вариациям, о которых мы уже упоминали; однако в еще большей степени он полагался на прямое влияние изменившихся условий жизни, заключаются ли они в климатических и других изменениях окружающей среды или в приобретении новых привычек и вызванном этим усиленным или уменьшенном использовании отдельных частей и органов. Он признавал принцип, столь сильно подчеркиваемый Ламарком, использования и неиспользования как причину наследуемого увеличения или уменьшения задействованной или заброшенной части, хотя и делал это с определенной сдержанностью. Позже я вернусь к этим факторам модификации, а затем попытаюсь показать, что их тоже следует отнести к процессам отбора, которые, однако, иного порядка, чем явления, интерпретируемые принципом естественного отбора Дарвина-Уоллеса. Но, во-первых, мне кажется необходимым показать, насколько интерпретации Дарвина-Уоллеса будет достаточно, и в следующих лекциях мы займемся исключительно этим вопросом.

ЛЕКЦИЯ IV

ОКРАСКА ЖИВОТНЫХ И ЕЕ СВЯЗЬ С ПРОЦЕССАМИ ОТБОРА

Биологическое значение окраски—Защитные окраски яиц—Животные снежного региона—Животные пустыни—Прозрачные животные—Зеленые животные—Ночные животные—Двойная окраска—адаптация-Защитная маркировка гусениц—Предупреждающие маркировки—Диморфизм окраски у гусениц—Изменение окраски в онтогенезе—"Симпатическая" окраска у дневных чешуекрылых—У ночных чешуекрылых—Теоретические

соображения—Влияние освещения на выработку защитной окраски, *Tropidoderus*—Гармония защитной окраски окраска в мельчайших деталях—*Notodonta*—Возражения—Имитация странных объектов, *Xylina*—Бабочки—листоеды, *Kallima-Hebomoja*—Ночные чешуекрылые с отметинами на листьях—Прямокрылые, напоминающие листья-Гусеницы семейства Geometridae.

Мы видели, что Дарвин подразумевал под естественным отбором, и мы понимаем, что этот процесс на самом деле подразумевает постепенную трансформацию организмов в направлении адаптивной приспособленности — трансформацию, которая должна происходить так же неизбежно, как когда селекционер-человек, движимый сознательным намерением, пытается улучшить животное в определенном направлении, всегда отбирая "наиболее приспособленных" животных для разведения. В природе тоже существует отбор, потому что в каждом поколении большинство погибает в борьбе за жизнь, в то время как в среднем выживают те, кто достигает репродуктивной зрелости и передает свои черты своим потомкам, это те, кто лучше всего приспособлен к условиям своей жизни, то есть те, кто обладает теми вариациями, которые дают наибольшее преимущество в преодолении жизненных опасностей. Поскольку особи всегда в той или иной степени изменчивы, поскольку их вариации могут наследоваться их потомством, и поскольку постоянно повторяющееся уничтожение большинства этих потомков является фактом, вывод из этих предпосылок должен быть правильным; должен иметь место "естественный отбор" в направлении постепенно возрастающей приспособленности и эффективности форм жизни.

Однако мы не можем непосредственно наблюдать этот процесс естественного отбора; он протекает слишком медленно, а наша наблюдательность недостаточно всеобъемлюща и тонка. Как мы могли бы приступить к исследованию миллионов особей, составляющих численный состав вида на данной территории, чтобы выяснить, обладают ли они какими-либо переменными признаками в определенном проценте и увеличивается ли этот процент в течение десятилетий или столетий? И кроме того, существует трудность оценки биологической значимости любых возможных вариаций. Даже в тех случаях, когда мы достаточно хорошо знаем его значение в общих чертах, мы не можем оценить его относительную ценность по отношению к вариации какого-то другого признака, хотя этот другой признак также может быть вполне понятным. Позже мы поговорим о защитной окраске, и при этом обсудим гусениц одного из видов Sphingidae, которые бывают двух защитных цветов: одни коричневые, другие зеленые. Из большей частоты коричневой формы мы можем заключить, что коричневый цвет здесь является лучшей адаптацией, чем зеленый, но как мы могли бы сделать такой вывод из самого признака или из нашего лишь приблизительного знания образа жизни вида, его привычек и опасностей, которые ему угрожают? О прямой оценке относительной защитной ценности этих двух цветов вообще не может быть и речи. Выживание наиболее приспособленных не может быть доказано в природе просто потому, что мы не в состоянии *априори* решить, кто является наиболее приспособленным. По этой причине я был вынужден попытаться прояснить процесс естественного отбора с помощью воображаемых примеров, а не наблюдаемых.

Но хотя мы не можем непосредственно проследить непрерывный процесс естественного отбора, происходящий в естественных условиях, существует другой вид доказательства этой гипотезы, помимо того, которое заключается в логическом выводе процесса из правильных посылок; я хотел бы назвать это практическим доказательством. Если можно выдвинуть гипотезу для объяснения большого количества иначе непонятных фактов, она, таким образом, приобретает высокую степень вероятности, и она возрастает, когда не удается найти фактов, противоречащих ей.

Гипотеза отбора удовлетворяет обоим этим критериям, и действительно, явления, которые могут быть объяснены с ее помощью и не могут быть поняты никаким другим способом, представляются нам в таком огромном количестве, что не может быть никаких сомнений относительно правильности этого принципа; все, что еще можно оспорить, - это то, как далеко он простирается.

Давайте теперь обратим наше внимание на этот практический способ доказательства теории фактами, которые она служит для интерпретации, начиная с рассмотрения внешнего вида организмов, их цвета и формы.

Цвет и форма организмов.

Эразм Дарвин во многих случаях уже справедливо признавал биологическое значение окраски того или иного вида животных, и мы можем быть уверены, что многие из многочисленных хороших наблюдателей прежних времен придерживались схожих идей. Я даже могу определенно заявить, что Резель фон Розенхоф, знаменитый художник-миниатюрист и натуралист из Нюрнберга середины восемнадцатого века, ясно распознал и дал прекрасные описания того, что мы сейчас называем адаптацией цвета. Это правда, что он приводил их лишь в качестве отдельных примеров и был далек от признания феномена цветовой адаптации в целом или даже от исследования его причин. Со времен Линнея стремление создать новые виды затмило все более тонкие наблюдения за жизненными привычками и взаимоотношениями, а позже, после Блюменбаха, Кильмейера, Кювье и других, энергичное исследование внутреннего строения животных также имело тенденцию отвлекать внимание от этих биологических отношений. В систематической зоологии окраска рассматривается только как диагностический признак второстепенного значения, потому что она часто не очень стабильна и даже иногда очень изменчива; поэтому было сочтено предпочтительным придерживаться таких относительно устойчивых различий, которые можно обнаружить в форме, размере и количестве частей.

Чарльз Дарвин был первым, кто обратил внимание на тот факт, что окраска животных - это нечто совсем не второстепенное; что, напротив, во многих случаях она полезна животному, например, делая его незаметным; зеленое насекомое нелегко заметить на зеленых листьях, а серо-коричневое - на коре дерева.

Очевидно, что происхождение такой так называемой "симпатической" окраски, гармонирующей с обычным окружением животного, может быть легко истолковано в терминах принципа отбора; и столь же очевидно, что это не может быть объяснено ламаркистским принципом трансформации. Благодаря накоплению незначительных полезных изменений в окраске, вполне возможно, что зеленое или коричневое насекомое возникло из предыдущего цвета, но серое или коричневое насекомое никак не могло стать зеленым, просто войдя в привычку сидеть на зеленом листе; и еще меньше воля животного или какой-либо вид деятельности могли вызвать это изменение. Даже если бы животное имело хоть малейшее представление о том, что ему было бы очень полезно быть окрашенным в зеленый цвет, теперь, когда у него вошло в привычку сидеть на листе, оно ничего не смогло бы сделать для достижения желаемого зеленого цвета. Совсем недавно была предложена возможность своего рода цветной фотографии на коже животного, но есть много видов, окраска которых контрастирует с окружающей средой, так что кожа в этих случаях не действует как фотографическая пластинка, и, следовательно, нужно было бы объяснить, как получается, что она функционирует как таковая у симпатически окрашенных животных. Я не прошу доказательств химического состава вещества, которое, как предполагается, чувствительно к свету. Будь то йодид серебра или что-то совсем другое,

вопрос остается тем же: как получилось, что он появился только у животных, которым симпатичная окраска выгодна в борьбе за жизнь? И ответ, с нашей точки зрения, должен гласить: он возник в результате естественного отбора у тех видов, которым полезна симпатичная окраска. Таким образом, даже если бы предположение о том, что симпатическая окраска обусловлена автоматическим фотографированием части кожи, было правильным, мы все равно должны были бы рассматривать это как результат естественного отбора; но это неверно — по крайней мере, в целом, — как показывает приведенное выше возражение и как будет далее очевидно из многих феноменов цветовой адаптации, которые я сейчас приведу.

Таким образом, чтобы объяснить симпатическую окраску, мы должны предположить, вместе с Дарвином и Уоллесом, процесс отбора, обусловленный тем фактом, что по мере того, как с течением времени происходили изменения в окраске окружающей среды, те особи в среднем легче всего избегали преследования своих врагов, которые меньше всего отличались по окраске от окружающей среды, и таким образом, в ходе поколений устанавливалась все большая гармония с этой окраской. Вариации окраски возникают повсюду, и как только они достигают такой степени, что обеспечивают своим обладателям более эффективную защиту, чем окраска их собратьев, тогда естественный отбор по необходимости вступает в действие и прекращает действовать только тогда, когда гармония с окружающей средой становится полной или, по крайней мере, настолько близкой к ней, что любое ее усиление не может усилить обман.

Конечно, при разработке этого процесса отбора предполагается, что у вида есть враги, которые видят. Однако это относится к большинству животных, живущих на земле или в воде, если только они не отличаются микроскопическими размерами. Многие животные также подвергаются преследованиям не только во взрослом состоянии, но почти в каждый период своей жизни, и поэтому, в целом, мы должны ожидать, что многие из них на каждой стадии достигли бы такой окраски тела, которая сделала бы их наименее уязвимыми для обнаружения врагами.

И это действительно так: многие животные в какой-то мере защищены так называемой симпатической окраской, начиная с яйца и заканчивая взрослым состоянием.

Давайте начнем с яйца, и, конечно, нет необходимости говорить ни о каких яйцах, кроме тех, которые уже снесены. Многие из них просто белого цвета, например яйца многих птиц, змей и ящериц, и это, по-видимому, противоречит нашему прогнозу; но эти яйца либо спрятаны в земле, компосте или песке, как в случае с рептилиями, либо они откладываются в куполообразных гнездах, либо спрятаны в дуплах деревьев, как у многих птиц; таким образом, они не требуют защитной окраски.

Однако в других случаях многочисленные яйца, особенно насекомых и птиц, обладают окраской, из-за которой их очень трудно отличить от их обычного окружения. Наш большой зеленый кузнечик (*Locusta viridissima*) откладывает яйца в землю, и они коричневые, точно такие же, как окружающая их земля. Их самих по себе достаточно, чтобы опровергнуть гипотезу о том, что симпатичная окраска возникла в результате самосъемки, поскольку эти яйца лежат в земле в полной темноте. Яйца насекомых, откладываемые на кору деревьев, часто бывают серо-коричневыми или беловатыми, как она, а яйца колибри-бразника (*Macroglossa stellatarum*), которые прикрепляются поодиночке к листьям подмаренника, имеют тот же красивый светло-зеленый цвет, что и эти листья, и, фактически, зеленый цвет является преобладающим цветом яиц у очень большого числа насекомых.

Но яйца многих птиц также имеют "симпатичную" окраску; так, у кроншнепа (*Numenius arquata*) зеленые яйца, которые откладываются в траву; но рыжий куропатка (*Lagopus scoticus*) откладывает черновато-коричневые яйца, точно такого же цвета, как окружающая болотная почва; и было замечено, что они остаются непокрытыми в течение двенадцати дней, поскольку курица откладывает только одно яйцо в день и не приступает к высиживанию, пока не соберет все двенадцать. В этом кроется причина адаптации к окраске, которая не потребовалась бы яйцам, если бы они всегда были покрыты высиживающей птицей.

Яйца птиц часто бывают не только одного цвета; яйца альпийской куропатки (*Lagopus alpinus*), например, охристо-желтые с коричневыми и красно-коричневыми точками, напоминающие гнездо, небрежно сооруженное из сухих частей растений. Иногда это смешение цветов достигает удивительной степени сходства с окружающей обстановкой, как у золотистой ржанки (*Charadrius pluvialis*), яйца которой, как и у чибиса (*Vanellus cristatus*), откладываются среди камней и травы, но не в настоящем гнезде, а в плоском углублении в песке, и, защищенные пестрой крапункой с белыми, желтыми, серыми и коричневыми прожилками, превосходно скрыты. Возможно, яйца куликов и чаек защищены даже лучше, поскольку их окраска представляет собой смесь желтого, коричневого и серого цветов, которая настолько идеально имитирует песок, в который они откладываются, что на них можно легко наступить, прежде чем заметить.

Но давайте теперь перейдем от яиц к взрослым животным. Дарвин первым указал, что фауна обширных регионов может иметь одну и ту же окраску грунта, как это имеет место в арктической зоне и в пустынях. Самые разнообразные обитатели этих регионов демонстрируют весьма схожую окраску, а именно ту, которая гармонирует с доминирующим цветом самого региона. Сочувственно окрашены в этих случаях не только преследуемые животные, нуждающиеся в защите, но и сами преследователи, и это не должно нас удивлять, если вспомнить, что само существование хищного животного зависит от его способности завладевать своими жертвами, и что поэтому для него должно быть максимально полезным как можно меньше контрастировать со своим окружением и, таким образом, иметь возможность незаметно подкрадываться к своей добыче. Те, которые лучше всего приспособлены по окраске, получают наиболее обильную пищу и будут наиболее плодотворно размножаться; и, таким образом, у них будет больше шансов передать свою обычную окраску своему потомству. Белый медведь умер бы с голоду, будь он коричневым или серым, как его сородичи; среди льдов и снегов полярных регионов его жертвы, тюлени, заметили бы его приближение издалека.

В арктической зоне адаптация окраски животных к белизне окружающей среды особенно поразительна. Большинство тамошних млекопитающих чисто белые или приблизительно белые, по крайней мере, в течение долгой зимы; и легко понять, что они должны быть такими, если хотят выжить среди снега и льда, — как хищные звери, так и их жертвы. Для последних симпатическая окраска имеет "защитное" значение; для первых - "агрессивное" значение (Поултон). Таким образом, мы находим не только полярного зайца и белую овсянку, но также песца, белого медведя и большую снежную сову; и хотя бурый соболь является исключением, это достаточно понятно, поскольку он живет на деревьях и лучше всего прячется, когда прижимается к темному стволу и ветвям. Для него не было бы никакого преимущества в том, чтобы быть белым, и поэтому он им не стал.

Пустынные животные также почти все симпатично окрашены, то есть они имеют особый песочно-желтый, или желтовато-коричневый, или глинисто-желтый цвет, или смесь всех этих цветов; и здесь хищные животные и их жертвы окрашены подобным образом. Лев должен

быть почти невидим с небольшого расстояния, когда он крадется к своей добыче, пригибаясь к земле; но верблюды, различные виды антилоп, жирафы, все более мелкие млекопитающие, а также рогатая гадюка (*Vipera cerastes*), египетская очковая змея (*Naja haje*), множество ящериц, gekkonov и большого варана, многочисленные птицы, немало насекомых, особенно саранчи, демонстрируют цвета пустыни. Это правда, что птицы часто имеют очень заметную окраску, например, белую на груди и нижней части тела, но верхняя поверхность окрашена в цвет пустыни и скрывает их от преследователей всякий раз, когда они прижимаются к земле. Было даже замечено, что саранча рода *Tryxalis* имеет светло-песочный цвет в песчаной части ливийской пустыни, но темно-коричневый в ее каменистых частях, что иллюстрирует двойную адаптацию у одного и того же вида.

Другая группа, которая по цвету гармонирует с общим окружением, - это "стеклянные животные", как их называют, хотя, возможно, "хрустальные животные" - более подходящий термин. Большое количество простых свободно плавающих морских форм и несколько пресноводных совершенно бесцветны и прозрачны или имеют самое большее голубоватый или зеленоватый оттенок, и по этой причине они совершенно невидимы, пока остаются в воде. В наших озерах обитает маленькое ракообразное длиной около сантиметра из отряда водяных блох (*Leptodora hyalina*), могучий охотник среди мельчайших животных, который рывками подплывает вперед, используя свои длинные плавательные отростки, и широко растопыривает свои шесть пар когтей, вооруженных колючими щетинками, наподобие плетеной корзины, чтобы схватить добычу. Мы можем иметь десятки таких существ в стакане с водой, но не сможем разглядеть ни одного, даже когда подносим стакан к свету, потому что эти существа кристально чисты и прозрачны и обладают точно такой же преломляющей способностью, как и вода. Требуется очень пристальный взгляд и знание животных, чтобы быть способным обнаружить в воде маленькие желтоватые полоски, которые представляют собой желудки животных, наполненные пищей в процессе переваривания, для чего, как мы легко можем понять, невидимость не очень хорошо устроена. Если затем воду процедить через тонкую ткань, на сите останется немного желатинообразной массы из тел *лептодоры*.

Великое множество низших морских животных столь же прозрачны, как вода; большинство низших медуз, гребневики, различные моллюски, бочкообразные сальпы, черви, множество ракообразных совершенно различных отрядов и, прежде всего, огромное количество личинок самых разнообразных групп животных. Я помню, как видел море на берегу в Ментоне, настолько полное сальпы, что в каждом стакане морской воды, налитом наугад, их было много, а иногда в стакане был настоящий животный суп. Но в стакане с водой их не было видно, и только те, кто знал, что искать, узнавали их по синеватому кишечному мешку, который находится сзади в невидимом теле. Но когда воду сливали через мелкую сетку, на фильтре оставалась большая масса кристаллического студенистого вещества.

Очевидно, что это должно служить защитным мероприятием, поскольку животные не видны своим преследователям; но это не *абсолютная* защита, поскольку у них есть много преследователей, которые не ждут, пока увидят свою добычу, а почти постоянно открывают и закрывают пасть, предоставляя случай принести им добычу. *Однако ни одно защитное устройство не обеспечивает абсолютной безопасности*; оно защищает от некоторых врагов, возможно, от многих, но никогда от всех.

Но теперь давайте обратимся к группе животных другой окраски - зеленым. Мы знакомы с нашим большим травянисто-зеленым кузнечиком и знаем, как легко его не заметить, когда он спокойно сидит на высоком стебле травы, окруженный разнотравьем; светло-травянисто-

зеленый цвет всего его тела наиболее эффективно защищает его от обнаружения: по крайней мере, для себя я должен признаться, что на цветущем лугу я стоял прямо перед одним из них и долгое время присматривался к нему, не замечая его. Точно так же бесчисленные насекомые самых разнообразных групп — жуки, двукрылые мухи, пилильщики, бабочки — и особенно личинки (гусеницы) последних имеют тот же зеленый цвет, что и растения, на которых они живут, и это опять же относится к хищным видам, а также к видам, на которые охотятся. Так, хищный богомол (*Mantis religiosa*) такой же зеленый, как трава, в которой он неподвижно подстерегает свою жертву - стрекозу, муху или бабочку.

Есть также зеленые пауки, зеленые амфибии, такие как съедобная лягушка, и особенно древесная лягушка, зеленые рептилии, такие как ящерицы, и древесные змеи тропических лесов. Животные, живущие среди зелени, всегда зеленого цвета.

На мгновение мы можем задаться вопросом, почему здесь так мало зеленых птиц, ведь они проводят так много времени среди зеленых листьев. Но такая малочисленность зеленых птиц характерна только для умеренного климата. В Германии у нас водятся только зеленый дятел, чиж и несколько других маленьких птичек, да и те не ярко-зеленые, а скорее серовато-зеленые. Объяснение кроется в долгой зиме, когда на деревьях нет листьев. В вечнозеленых тропических лесах обитает множество зеленых птиц, принадлежащих к очень разнообразным семействам.

Заслуживает упоминания еще одна группа с общей цветовой адаптацией - ночные твари. Все они в большей или меньшей степени серые, коричневые, желтоватые или представляют собой смесь этих цветов, и очевидно, что в сумерках ночи они должны лучше сливаться с окружающей средой по этой причине. Белые мыши и белые крысы не могут существовать в естественных условиях, поскольку они заметны ночью, и то же самое можно сказать о белых летучих мышах, козодоях и совах; но все они имеют окраску, подходящую для ночного образа жизни.

Очень примечательным фактом является то, что у многих животных цветовая адаптация носит двойной характер. Таким образом, песец белый только зимой, в то время как летом он серовато-коричневый; горностай меняется таким же образом, а большая белая снежная сова из арктических регионов летом имеет серо-коричневое пестрое оперение. Многие животные, которые подвергаются преследованиям, также меняют окраску в зависимости от времени года, например, горный заяц (*Lepus variabilis*), который летом коричневый, а зимой чисто белый, лапландский лемминг и белая куропатка (*Lagopus alpinus*), с которыми происходит то же самое. Высказывались сомнения в том, что естественный отбор может объяснить эту двойную окраску, но я не знаю, в чем заключается трудность, и, конечно, нет другого принципа, к помощи которого мы могли бы прибегнуть. Горный заяц, должно быть, имел какую-то окраску до того, как достиг сезонного диморфизма. Давайте предположим, что она была коричневой, что климат стал холоднее, а зима длиннее, тогда больше всего шансов выжить имели бы те зайцы, которые зимой становились светлее, и так сформировалась белая раса. Поултон показал, что белизна обусловлена тем фактом, что темные волосы летней шерсти становятся белыми по мере их удлинения в начале зимы, а обилие новых волосков, которые дополняют зимнюю шерсть, начинается с первой белизны на всем протяжении. Если бы белые волосы сохранялись в течение всего лета, это было бы очень невыгодно для их владельца; поэтому должен иметь место двойной отбор: летом те особи, которые остаются белыми, зимой те, которые остаются коричневыми, чаще всего отсеиваются, так что остаются только те, которые были коричневыми летом и белыми зимой. Такому двойному выбору способствовал бы тот факт, что в любом случае в начале лета произошла бы смена меха; зимой волосы выпадают, и мех становится тоньше. Этот процесс

существенно не отличается от того, который имеет место у любого вида, когда необходимо изменить две или более частей или признаков, которые непосредственно не связаны, таких как, например, окраска и плодовитость. Борьба за существование в этом случае будет благоприятной, с одной стороны, для особей с благоприятной окраской, а с другой - для наиболее плодовитых, и хотя эти два признака могут сначала проявляться только по отдельности, вскоре они будут объединены путем свободного скрещивания, пока в конечном итоге не появятся только те особи, которые одновременно наиболее благоприятно окрашены и наиболее плодовиты. Так что в данном случае остаются только те, которые летом коричневые, а зимой белые.

Мы должны приписать влиянию процессов отбора точное регулирование продолжительности зимнего и летнего наряда, которое было тщательно изучено на примере изменчивого зайца. В высокогорных Альпах он остается белым шесть или семь месяцев, на юге Норвегии - восемь месяцев, на севере Норвегии - девять месяцев, а в Северной Гренландии он вообще никогда не теряет своей белой шерсти, поскольку там снег, даже летом, тает лишь в некоторых местах и на короткое время. Но помимо маскировки, здесь, безусловно, задействована и другая адаптация, а именно рост волос как защита от холода. Из старого эксперимента, проведенного в 1835 году капитаном Дж. Россом и недавно вновь обнародованного Поултоном, мы узнаем, что лемминг в неволе, содержащийся зимой в комнате, не менял окраску, пока не подвергался воздействию холода. Таким образом, конституция животных, которые становятся белыми зимой, устроена таким образом, что наступление холодной погоды действует как стимул, побуждающий кожу к образованию белых волосков. Эту предрасположенность мы также должны отнести к влиянию естественного отбора, поскольку для вида, должно быть, было очень полезно, чтобы зимняя шерсть отрастала именно тогда, когда это было необходимо для защиты от холода. В то же время это объясняет, почему предрасположенность реагировать на холод ростом зимнего меха проявляется раньше в тех колониях арктических животных, таких как заяц, которые обитают в Лапландии, чем у тех, которые обитают на юге Норвегии.

Но то, что шерсть пушного зверька окрашивается в белый цвет не *прямым* влиянием холода, мы можем видеть на примере нашего обыкновенного зайца (*Lepus timidus*), который, несмотря на зимние холода, не становится белым, а сохраняет свою коричневую шерсть, и не в меньшей степени на примере горного зайца (*Lepus variabilis*), который на юге Швеции также остается коричневым, хотя зима там может быть чрезвычайно холодной. Но поскольку снежный покров там не такой непрерывный, как на крайнем Севере, белая шерсть была бы защитой не лучшей, чем коричневая, а худшей. Таким образом, белая окраска арктических животных обусловлена не прямым влиянием климата, как часто утверждалось, а опосредованно, то есть в результате действия естественного отбора. Я попытался прояснить это с помощью этого примера, чтобы нам, возможно, не пришлось повторять его при рассмотрении последующих.

Но все попытки какого-либо другого объяснения еще решительнее исключаются, когда мы обращаем наше внимание на более сложные случаи адаптации цвета, которые не ограничиваются простой общей окраской, но которым помогают маркировки и цветовые узоры, то есть цветовые схемы.

Таким образом, многочисленные гусеницы имеют определенные линии и пятна на своей основной окраске, которые так или иначе помогают им защищаться от врагов.



Рис. 2. Продольно-полосатая гусеница сатирида. После Резеля.

Зеленая травоядная гусеница многих наших *Satyridae* имеет две или более более темных или светлых линий, идущих по бокам ее тела, которые делают ее гораздо менее заметной среди трав, которыми она питается, чем если бы она представляла собой однородную зеленую массу (рис. 2). Нередко цвет и форма имеют удивительно близкое сходство с соцветиями или плодовыми початками трав. Гусеницы, помеченные таким образом, никогда не встречаются на листьях деревьев, где они сразу бросились бы в глаза. Это правда, что продольная полосатость часто встречается у гусениц, которые живут на других растениях, помимо травы, но поскольку эти другие растения растут среди трав, защитная эффективность точно такая же. Так обстоит дело с пиеридами (Садовыми белыми).

С другой стороны, все гусеницы наших *Sphingidae*, обитающие на кустах и деревьях, имеют по бокам сегментов светлые косые полосы, числом семь, которые расположены к продольной оси тела под тем же углом, под которым боковые жилки листа их пищевого растения расположены к середине ребра. Конечно, нельзя сказать, что гусеница таким образом приобретает вид листа, действительно, если рассматривать ее отдельно от пищевого растения, она ни в малейшей степени не похожа на лист, но среди листьев куста или дерева эта маркировка в значительной степени защищает ее от обнаружения. Так, гусеницу глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*), когда она сидит среди густой листвы ивы, часто бывает очень трудно найти, потому что ее большое зеленое тело не выглядит как единое зеленое пятно, а разделено косыми боковыми полосами на участки, похожие на половинки листа ивы, так что даже пыливый взгляд сбивается с пути, поскольку нет ничего,

что могло бы привлечь внимание к животному, выделяющемуся из окружающей среды (рис. 3). В детстве у меня часто был интересный опыт наблюдения за гусеницей, которая сидела прямо передо мной, пока через некоторое время я случайно не наткнулся на точное место в поле зрения.



Рис. 3. Взрослая гусеница глазчатого бражника, *Smerinthus ocellatus*. sb, подгрудная полоса.

У большинства этих гусениц с косыми полосами сходство с половинкой листа усиливается тем фактом, что светлый косой ряд сопровождается более широкой цветной полосой, предполагающей оттенок середины ребра листа. Гусеница *Sphinx ligustri* имеет сиреневую полосу, а гусеница *Sphinx atropos* - голубую. В обоих случаях трудно поверить, что такие яркие цвета могут уберечь животных от обнаружения, однако среди смешивающихся теней комплекса листьев их пищевого растения они значительно усиливают свое сходство с поверхностью листа. Что касается гусеницы мертвой головы (*Sphinx atropos*), то это звучит почти невероятно, поскольку эта форма в основном ярко-золотисто-желтая, а узкие белые косые полосы имеют небесно-голубую кайму, становящуюся темнее к нижней стороне; но не следует забывать, что картофель не является истинным пищевым растением этого вида, поскольку он обитает на своей настоящей родине в Африке, а также на юге Испании, на диких пасленовых растениях, которые, как нам сообщил Нолл, имеют именно такую окраску — золотисто-желтую и голубую в цвету, цветение которых отличается от цвета картофеля. плодах, а частично также в листьях и стебле. Там гусеницы целый день сидят на растениях, в то время как у нас они выработали привычку питаться только в сумерках и ночью, а днем прятаться в земле, привычку, которая встречается и у других гусениц и которую мы опять-таки должны приписать процессу естественного отбора.



Рис. 4. Взрослая гусеница слонового бражника (*Chærocampa elpenor*) в ее "устрашающей позе".

Некоторые гусеницы имеют другие, более сложные отметины, которые защищают их не потому, что затрудняют их обнаружение, а потому, что наводят ужас на обнаружившего их врага и предупреждают его об опасности. Такую устрашающую или агрессивную окраску можно обнаружить, например, у гусениц рода сфингид *Chærocampa* в виде больших пятен, похожих на глаза, которые располагаются парами близко друг к другу на четвертом и пятом сегментах тела животного. Дети и те, кто незнаком с животными, принимают их за настоящие глаза; и поскольку гусеница, когда ей угрожает враг, втягивает голову и передние сегменты, так что четвертый сегмент сильно раздувается, глазные пятна кажутся выступающими на толстой голове (рис. 4), и неудивительно, что мелкие птицы, ящерицы и другие враги настолько напуганы, что воздерживаются от нападения. Даже куры не решаются схватить такую гусеницу из-за ее вызывающей позы, и однажды я долго наблюдал в курятнике, как

курица за другой бросались подбирать гусеницу, которую я туда положил, но, оказавшись рядом с ней, поспешно отдергивали голову, уже готовую нанести удар. Даже храбрый петух долго решался напасть на ужасного зверя и несколько раз отступал, прежде чем, наконец, отважился нанести смертельный удар своим клювом. После первого удара гусеница, конечно, погибла. Таким образом, даже эта маскировка является лишь *относительной* защитой, эффективной только против более мелких врагов. Но то, что они действительно отпугиваются, я однажды имел возможность наблюдать, когда я положил гусеницу обыкновенного слонового бражника (*Chærocampa elpenor*) в кормушку курятника, и воробей слетел вниз, чтобы покормиться из кормушки. Сначала он опустил спину к гусенице и весело поел. Но когда случайно обернулся и увидел гусеницу, она поспешно убежала.



Рис. 5. Глазастый бражник в его "устрашающей позе".

У чешуекрылых глазные пятна также часто встречаются на крыльях, и, по крайней мере, в некоторой степени, в данном случае они также имеют значение предупреждающих знаков. Возьмем, к примеру, большие сине-черные глазные пятна на задних крыльях глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*). Когда насекомое сидит спокойно, два пятна не видны, так как они прикрыты передними крыльями, но как только существо встревожено, оно расправляет все четыре крыла, и теперь оба глаза смело выделяются на красных задних крыльях и настораживают нападающего, так как они создают впечатление головы гораздо более крупного животного (см. рис. 5). Существуют также пятна, похожие на глаза, которые не имеют такого значения и эффекта, как, например, "глазные пятна" на перьях павлина и фазана аргуса, или маленькие глазные пятна на нижней поверхности многих дневных бабочек. В первом случае это вопрос украшения; во втором, возможно, имитация капель росы, которая еще больше усиливает сходство с увядшим листом; но, несомненно, есть много случаев, когда глазные пятна служат средством отпугивания врагов, и эти случаи особенно распространены среди бабочек.

Такие предупреждающие знаки никоим образом не противоречат симпатичной окраске остального тела, и действительно, мы обычно находим их в сочетании с ней. В некоторых

случаях глазное пятно, хотя и очень заметное, в состоянии покоя прикрито, как у глазчатого бражника, симпатично окрашенными частями — в данном случае передними крыльями. В других случаях отчетливо видны глазные пятна значительного размера, но они имеют ту же приятную окраску, что и вся остальная поверхность крыльев. В этом случае они не влияют на защитное действие общей окраски, поскольку видны только с очень небольшого расстояния. Так обстоит дело с крупными видами *калиго* из Южной Америки, которые летают лишь короткое время ранним утром и вечером, оставаясь скрытыми в течение дня в темных тенистых местах, где смешанная окраска коричневого, серого, желтого и черного цветов на нижней поверхности крыльев вообще не позволяет распознать их на расстоянии как бабочек. Но даже самая лучшая симпатичная окраска не является абсолютной защитой, и когда враг обнаруживает насекомое поблизости, в действие вступает устрашающая метка - большое темно-черное пятно на заднем крыле, отпугивающее нападающего.

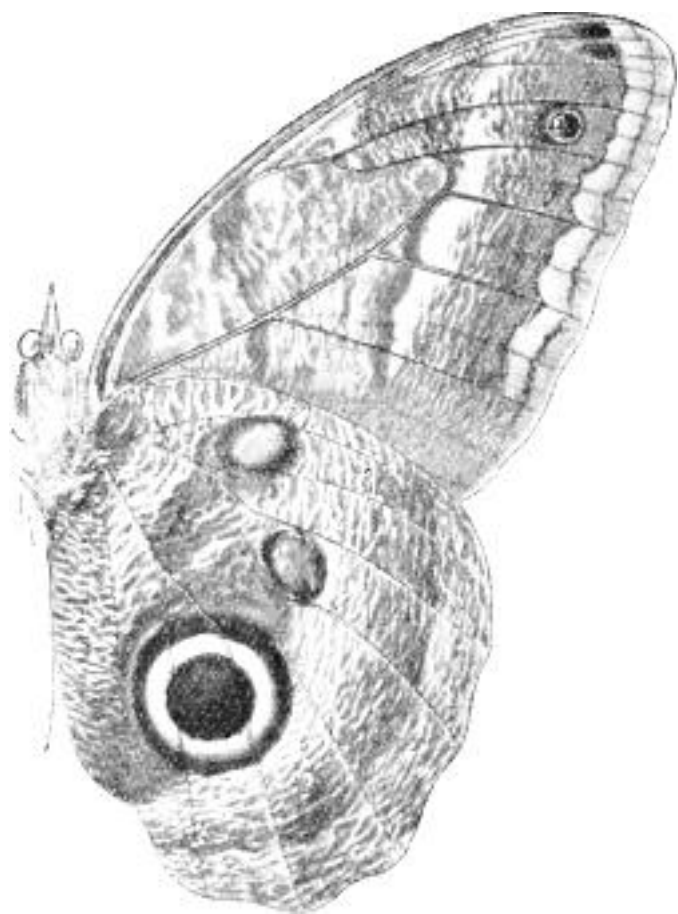


Рис. 6. Нижняя поверхность крыльев *Калиго*.

В таких случаях симпатическая окраска, вероятно, возникла первой, а глазное пятно развилось позже в результате нового процесса отбора, вызванного необходимостью более эффективной защиты вида, чем просто неприметностью. Во многих случаях можно доказать, что способность отпугивать врага началась не с образования пятна на глазу, а с развития нового инстинкта. Когда гусеница *Chærocampa elpenor* подвергается нападению, она немедленно принимает описанную выше вызывающую позу, но такую же вызывающую позу принимают гусеницы родственного американского рода *Darapsa*, как я узнаю из старой иллюстрации Эббота и Смита, хотя у этой формы нет глазных пятен (рис. 7). Таким образом, образно говоря, гусеница сначала пыталась отпугнуть своего врага одной лишь устрашающей позой, и только впоследствии, в ходе филетической эволюции, у слоновых бражников и других видов были добавлены глазные пятна, чтобы усилить устрашающий

эффект. Но то, что глазоупятно появилось не внезапно, доказывается несколькими американскими видами *Smerinthus*, у которых они развиты гораздо менее совершенно, чем у европейских видов. У этих сфингид вызывающая позиция также развилась раньше, чем глазные пятна, как мы можем видеть на примере нашего топоиноного бражника (*Smerinthus populi*), который, когда встревожен, расправляет все четыре крыла тем же особенным образом, каким у глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*) появляются глазные пятна; он размахивает крыльями, как бы отпугивая врага, эффект, который, несомненно, будет достигнут более уверенно, если в то же время пара глазных бабочек будет размахивать крыльями. внезапно становятся видны глаза.

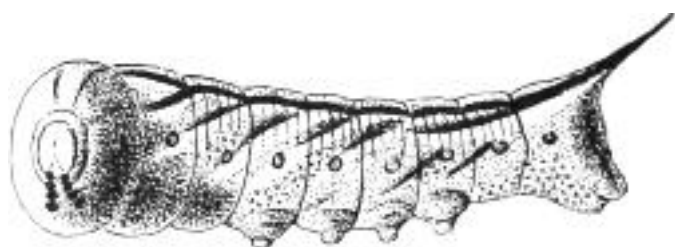


Рис. 7. Гусеница североамериканского *дарапса* в "устрашающей позе" (по Эбботу и Смиту).

Симпатично окрашенные гусеницы, однако, ни в коем случае не единственные; есть гусеницы с такой поразительной, яркой окраской, что их обладатели не только не становятся незаметными, но и становятся заметными издали; но это очевидное противоречие теории адаптации к цвету животных, нуждающихся в защите, было объяснено пронизательностью Альфреда Рассела Уоллеса. Мы знаем, что среди насекомых, а также среди гусениц, есть много таких, которые имеют отвратительный вкус. В любом случае, некоторые гусеницы отвергаются многими птицами и ящерицами. Таким образом, такие виды относительно безопасны от поедания. Если бы они были защитной окраски или, более того, напоминали гусениц с приятным вкусом, они не извлекли бы особой пользы из своей невкусности, поскольку птицы сначала сочли бы их съедобными и обнаружили бы их отвратительность только при попытке съесть. Но гусеница, получившая единственный удар птичьего клюва, обречена на смерть. Следовательно, для невкусных гусениц и вообще для невкусных животных должно быть самым большим преимуществом, чтобы их окраска как можно заметнее отличалась от съедобных видов. Отсюда, таким образом, яркие цвета, которые мы теперь можем без каких-либо дальнейших затруднений отнести к процессу естественного отбора, поскольку каждая особь безвкусного вида, которая окрашена более заметно, чем ее собратья, должна иметь преимущество перед ними и должна иметь больше шансов на выживание, потому что ее будет легче принять за представителя съедобного вида.

Я хотел бы обсудить еще одно явление, которое хорошо рассчитано, чтобы дать нам более глубокое представление о процессах трансформации организмов — я имею в виду замечательный диморфизм окраски, который встречается у многих только что описанных видов гусениц.

Гусеница вьюнкового бражника (*Sphinx convolvuli*) в стадии взросления бывает зеленой, как дикий вьюнок, на котором она живет, или коричневой, как почва, на которой растет ее пищевое растение. Таким образом, он демонстрирует двойную адаптацию, каждая из которых способна защитить его в определенной степени, и мы могли бы думать, что в *одинаковой* степени. Но это не так, коричневая окраска является более эффективной защитой, чем зеленая, как мы можем узнать из двух фактов. Во-первых, четыре молодые стадии гусеницы зеленые, и коричневой она становится только на последней стадии, хотя иногда даже тогда остается зеленой. Это показывает, что коричневый цвет является

относительно современной адаптацией, и он не мог бы возникнуть, если бы не был лучше оригинального зеленого. Во-вторых, зеленые гусеницы вьюнкового бражника в настоящее время гораздо менее многочисленны, чем коричневые, и это означает, что последние чаще выживают в борьбе за существование. Здесь мы имеем интересный случай легко узнаваемого процесса отбора, который все еще продолжается между старой зеленой и новой коричневой разновидностью.

Вряд ли нужно спрашивать, почему коричневый цвет в данном случае должен служить лучшей защитой, чем зеленый, поскольку очевидно, что такое большое зеленое тело, как у взрослой гусеницы-вьюнка, было бы лишь плохо скрыто среди маленьких листьев растения *convolvulus*, несмотря на его зеленый цвет; в то время как коричневая гусеница на коричневой почве с ее камешками, впадинами и неправильными тенями, отлично защищена, особенно если она проводит день, спрятавшись в земле, что и происходит на самом деле.

Наше мнение существенно подкрепляется тем фактом, что такое же явление двойной окраски встречается у нескольких родственных видов *Sphingidae*, но таким образом, который показывает нам, что мы имеем дело с аналогичным процессом трансформации, только на более продвинутой стадии. Гусеница *Chærocampa elpenor* (рис. 4) имеет то же состояние, что и гусеница бражничного мотылька *convolvulus*; она коричневая или зеленая, причем зеленая форма встречается реже. Но у двух других европейских видов *Chærocampa* взрослая гусеница всегда коричневая, и действительно, она становится коричневой на четвертой стадии, а не, как у *Chærocampa elpenor*, только на пятой и последней. Другой местный вид сфингид, *Deilephila vespertilio*, остается зеленым только на первых двух стадиях, а на третьей стадии приобретает серо-коричневый цвет, который он сохраняет впоследствии. Темный окрас, очевидно, преобладал среди взрослых гусениц в течение значительного периода времени, поскольку именно на этой, самой крупной и заметной стадии, изменение окраски должно было быть наиболее необходимым, и, следовательно, в ней должен был начаться процесс отбора, и только после того, как более защитный коричневый цвет стал общим, он распространился бы на следующую стадию ниже, если бы он был полезен и там, а позже - на еще более ранние стадии в истории жизни.

Можно было бы склониться к тому, чтобы приписать это смещение нового признака с более поздних стадий развития на более ранние чисто внутренним силам, которые вызвали это по необходимости и совершенно независимо от того, было ли расширение признака полезным или вредным. Мы вернемся к этому позже и попытаемся выяснить, насколько это верно, но пока мы можем считать установленным, по крайней мере, то, что это шунтирование назад происходит не везде и не без ограничений, но что естественный отбор прекращается, как только его эффект становится вредным.

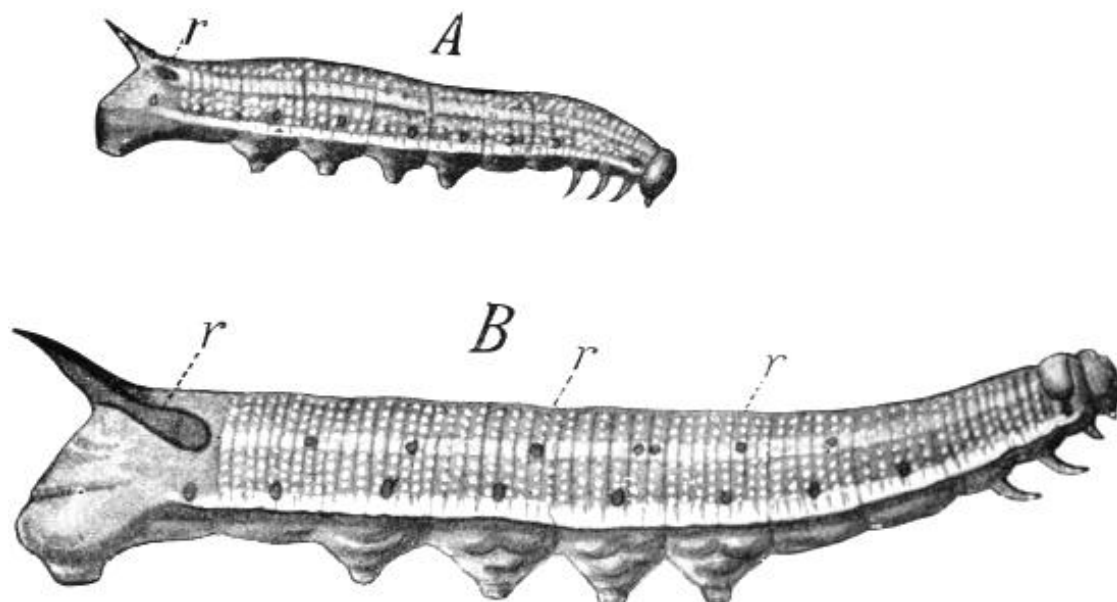


Рис. 8. Гусеница облепихового бражника, *Deilephila hippophaës*. А, стадия III. В, стадия V. *r*, кольцевые пятна.

Не могло бы быть продолжения метаморфоза насекомого, если бы каждый признак конечной стадии должен был быть перенесен обратно на следующую ниже, ибо тогда, например, признаки бабочки должны были бы в ходе филогенетической эволюции быть перенесены обратно в куколку и личинку. Но даже только на личиночной стадии можно видеть, что это возвращение поддерживается в четко определенных пределах. Так, например, у диморфных гусениц Sphingidae коричневый цвет взрослой стадии никогда не опускается так низко, как на самых ранних стадиях, поскольку все маленькие гусеницы зеленые, как листья и стебли, на которых они сидят. С другой стороны, есть виды, у которых сохраняется зеленый цвет, как, по-видимому, наиболее выигрышный. Так, у крушиновидного бражничка (*Deilephila hippophaës*) (рис. 8), обитающего в теплых долинах Альп, и особенно в Вале, гусеницы на всех стадиях развития серо-зеленые и точно такого же оттенка, как нижняя поверхность листьев крушины; на них нет косых линий, поскольку они не делают их более похожими на листья, поскольку взрослые гусеницы намного крупнее отдельного листа крушины, на котором, кроме того, боковые жилки не очень заметны. бросающийся в глаза. Тем не менее гусеница находится в полной безопасности, поскольку питается не весь день, а только в сумерках и ночью; дневное время она проводит, спрятавшись в сухих листьях и земле у основания куста. Его сходство с листьями очень велико и усиливается тем фактом, что на последнем сегменте имеется сравнительно большое оранжевое пятно (*r*), в точности такого же цвета, как ягода крушины, которая созревает как раз в то время, когда гусеница достигает своего полного роста.

Но бабочки подвергаются таким же преследованиям и нуждаются в защите, как и гусеницы, и среди них мы также находим много примеров защитной окраски, которые тем более интересны, что они встречаются, как правило, только на тех частях тела, которые остаются видимыми, когда насекомое находится в состоянии покоя, а это именно то, чего мы должны ожидать, если окраска была выработана в ходе естественного отбора. Но хорошо известно, что положение покоя дневных чешуекрылых сильно отличается от положения покоя ночных форм и даже неодинаково среди всех семейств, и в соответствии с этим мы обнаруживаем, что симпатичная окраска встречается на совершенно разных участках в разных семействах.

Причина, по которой бабочки нуждаются в защите своим цветом только в положении сна или отдыха, заключается в том, что никакой цвет не может сделать летящую бабочку

невидимой для ее врагов, потому что фон, на котором видно ее тело, постоянно меняется во время полета, и, более того, одного движения достаточно, чтобы выдать ее, даже если она тусклого цвета.

Таким образом, в целом, только те части крыла бабочки, которые невидимы в состоянии покоя, могли безопасно иметь яркую или бросающуюся в глаза окраску, в то время как видимые части должны были приобрести симпатичную окраску в результате естественного отбора.

Поскольку дневные бабочки в состоянии покоя поднимают свои крылья вверх и сводят их вместе, симпатично окрашена только нижняя сторона, и то только настолько, насколько она видна, то есть все заднее крыло и та часть переднего, которая им не покрыта. Многие дневные бабочки в состоянии покоя загибают переднее крыло так далеко назад, что виден только его кончик, и в таких случаях только этот кончик окрашен защитным образом, в то время как у других форм, у которых нет такой привычки, симпатично окрашена почти вся поверхность крыла.

Наша "лимонная бабочка" (*Rhodocera rhamni*) обладает очень простой защитной окраской, у которой нижняя поверхность беловато-желтого цвета, что хорошо защищает насекомое, когда оно садится на сухие листья на земле в светлых лесах, которые оно любит посещать.

Все наши самые веселые дневные бабочки, виды *Vanessa*, имеют нижнюю поверхность темного цвета, иногда переходящего в черновато-коричневый, как у бабочки-павлина, *Vanessa (v. io)*, иногда более серовато-коричневый, или коричнево-желтый, или красновато-коричневый. Это никогда не простые цвета, а всегда смеси различных цветовых тонов — действительно, часто наблюдается сложное смешение многих цветов, таких как серый, коричневый, черный, белый, зеленый, синий, желтый и красный, состоящий из точек, штрихов, пятен и колец, в удивительный и очень постоянный узор, который, взятый в целом, создает эффект однородности и гармонирует с почвой или с шоссе, на котором этот вид любит селиться, с гораздо большей точностью, чем монохромный серый или коричневый. Когда "раскрашенная леди" (*Ванесса кардуи*) садится на землю, ее с трудом можно отличить от нее, и этот вид, в частности, предпочитает селиться на земле. У других видов *ванессы*, таких как павлин и красавица Камберуэлл (*Vanessa antiopa*), нижняя часть тела темно-черновато-серая или даже черная; во время отдыха они забиваются в самые темные углы и щели и, таким образом, наиболее эффективно защищены от обнаружения.

С другой стороны, многие дневные чешуекрылые, особенно лесные бабочки семейства *Satyridae*, имеют привычку отдыхать на стволах деревьев, как *Satyrus proserpina* делает на огромных буковых стволах на лесных полянах. Эти крупные бабочки, ярко окрашенные сверху в глубокий бархатистый черно-белый цвет, на нижней поверхности отмечены точь-в-точь в тон беловатой коре большого бука, покрытой белыми, серыми, черновато-коричневыми и желтыми пятнами, и бабочка, за полетом которой вы только что внимательно следили, исчезает, когда она внезапно садится на такой ствол дерева. Как я уже говорил, защитная окраска распространяется только на ту часть тела насекомого, которая видна, когда оно находится в состоянии покоя. Поскольку передние крылья загнуты далеко назад между задними, защитная окраска ограничена всей поверхностью заднего крыла и кончиком переднего, насколько это видно в положении покоя; область защитной окраски несколько резко ограничена, и часто у почти родственных видов она сильно различается по протяженности, в зависимости от того, загибает ли вид переднее крыло далеко назад или нет. Таким образом, у нашей обычной маленькой черепаховой бабочки (*Vanessa urticae*)

защитная зона значительно шире, чем у большой черепаховой (*Vanessa polychloros*), хотя они и похожи друг на друга в других деталях.

Нигде нет недостатка в гармонии между кончиками крыльев и задними крыльями, где нижняя сторона вообще имеет защитную окраску, но во многих случаях защитная окраска распространяется почти на все передние крылья, и в состоянии покоя они не загибаются далеко назад, как будет видно позже у так называемых бабочек-листоедов.

Существует один род дневных бабочек, который, по—видимому, противоречит закону, согласно которому вся поверхность, видимая в положении покоя, имеет защитную окраску — южноамериканские лесные бабочки рода *Ageronia*. На верхней поверхности у них очень сложный, похожий на кору рисунок смешанного серого на сером, и это подтверждает обычное правило, поскольку мы знаем, что эти бабочки — поразительное исключение среди всех других дневных форм — садятся с распростертыми крыльями на ствол дерева в точно такой же позе, как многие ночные чешуекрылые из семейства петлевых, или *Geometridae*, у которых верхняя поверхность также обманчиво похожа на кору дерева, на котором они отдыхают.

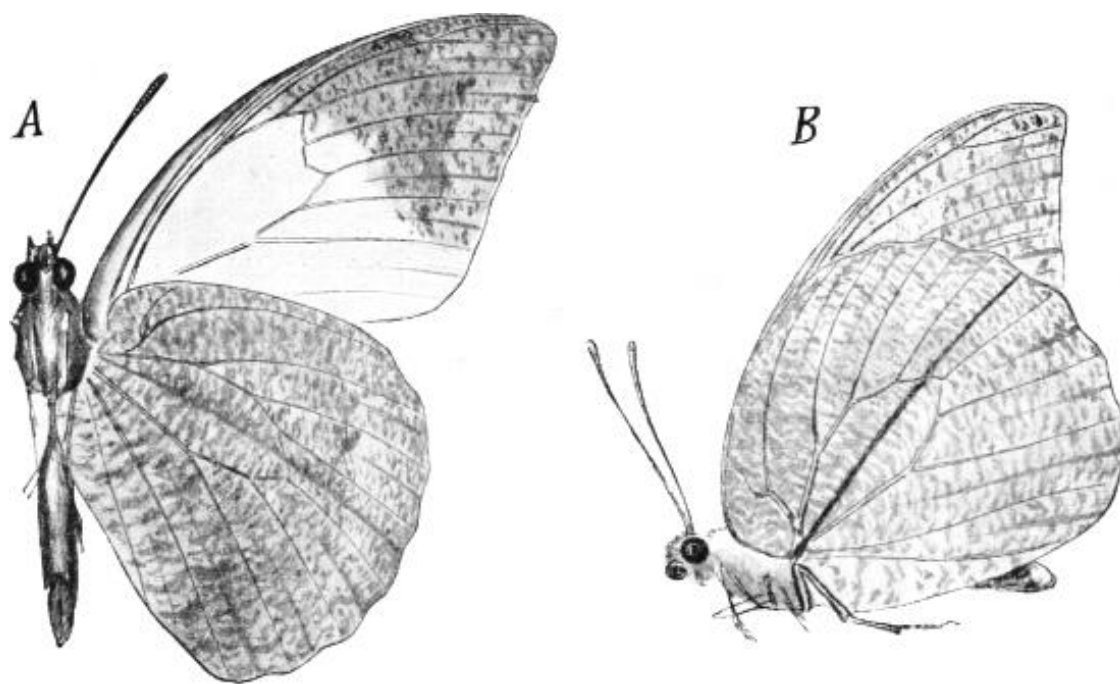


Рис. 9. Хебомоджа главкиппе, из Индии; под поверхностью. А, в полете. Б, в положении покоя.

У всех ночных чешуекрылых симпатично окрашена *верхняя* сторона крыла, если защитная окраска вообще развита. У всех сфингид, многих "Сов" и бомбицид передние крылья серые с более темными зигзагообразными линиями и испещрены множеством оттенков черного, серого, желтого, красного и даже фиолетового. Поскольку передние крылья покрывают тело, а задние — как крыша, они делают отдыхающее насекомое очень незаметным, когда оно поселяется на деревянных заборах, стволах деревьев или даже старой древесине. Когда у этих мотыльков появляются яркие цвета — красный, желтый или синий, — это всегда происходит на задних крыльях, которые в состоянии покоя прикрыты. Лучше всего это можно наблюдать у видов рода *Catocala*.

Давайте теперь, однако, на мгновение прервем наш обзор фактов и зададимся вопросом, можно ли отнести все рассмотренные нами случаи защитной окраски у чешуекрылых к естественному отбору, или же их могли вызвать другие причины.

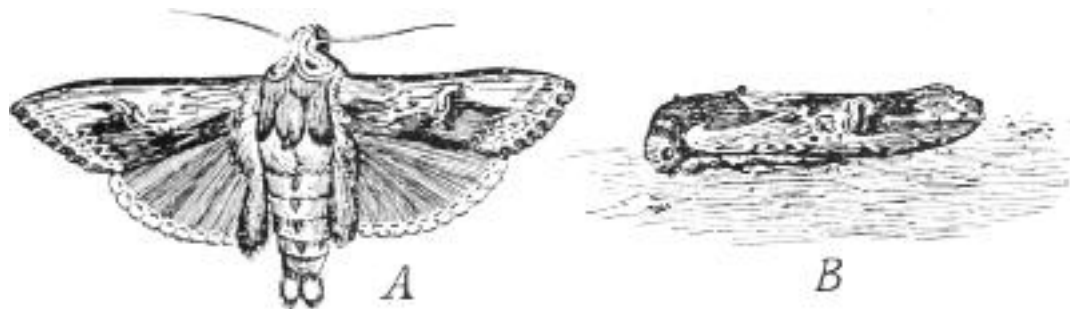


Рис. 10. *Ксила ветуста*, после Резеля. А, в полете. Б, в состоянии покоя.

Первое, что следует сказать, это то, что ламарковский принцип унаследованных эффектов использования и неиспользования здесь не может быть принят во внимание, поскольку цвета поверхности тела вообще не выполняют никакой активной функции; их эффект обусловлен просто их присутствием, и для них совершенно безразлично, есть ли у них возможность защитить своих носителей от врагов и как часто (и если да, то как), или враги никогда случайно не появляются. Также часто высказывалось предположение, что эти оттенки связаны с различиями в силе освещения, которому подвергаются различные детали и поверхности. Но это опять-таки несостоятельно, как доказывается даже диморфизмом, часто встречающимся у гусениц, ибо зеленые и коричневые особи подвергаются воздействию совершенно одинакового света; и еще более ясно это видно по симпатичной окраске, которая так точно определена и все же так различна на нижней поверхности дневных бабочек. Тем не менее, существуют отдельные случаи, в которых создается впечатление, что прямое воздействие света привело к определенным поразительным различиям в окраске частей тела насекомого, и я опишу, возможно, самый красивый из этих случаев, на который обратил внимание Бруннер фон Ваттенвиль. Это относится к одному из прямокрылых Австралии, фазмиде, *Tropidoderus childreni*, Серому, имеющему общую окраску листьев зеленого цвета, но с единичными отклонениями от нее на определенных участках тела. У этого насекомого передние крылья, образующие надкрылья (рис. 11, V), настолько короткие, что едва прикрывают половину длинного брюшка. Их место занимает передний край заднего крыла (*H. horn*), который твердый и роговой, как и надкрылья, и в состоянии покоя защищает все брюшко. Все эти покрывающие части травянисто-зеленые, за исключением тех мест, где они накладываются друг на друга; на этих участках они имеют блеклый вид и желтоватые, а не зеленые. Бруннер говорит по этому поводу: "Это явление создает впечатление, что более яркий цвет является признаком дневного света. Если несколько листов белой бумаги разного размера положить один над другим ... и выставить на солнце, то через короткое время на больших листах появятся силуэты меньших по размеру листов либо более светлого, либо более темного цвета. Вероятно, это "выцветание" покрытых частей фазмиды также относится к этой "категории фотографий". "Это кажется убедительным, но аналогичные явления у других насекомых не позволяют нам рассматривать красивое сравнение с фотографией как достаточное объяснение. Если бы речь шла о дневной бабочке, такое предположение пришлось бы отвергнуть только на том основании, что окраска крыльев развивается у куколки и кажется совершенной и неизменной, как только появляется совершенное насекомое. Но у куколки положение крыльев в точности противоположно тому, которое наблюдается у бабочки в состоянии покоя, то есть окрашенная в защитный цвет нижняя сторона крыла повернута не к свету, а от него. Более того, у куколки передние крылья полностью закрывают задние, независимо от

того, каково будет положение крыльев позже у идеального насекомого. Более того, толстая и часто темноокрашенная оболочка куколки препятствует какому-либо воздействию света, и немало видов проходят стадию куколки в таких темных местах — например, под камнями, как у многих "Синих", — что свет до них едва доходит. И если свет действительно оказывал влияние, как он мог вызвать такую разнообразную окраску, как защитные цвета дневных бабочек, с одной стороны темные, вплоть до черноты, с другой стороны, желтые, красноватые и даже белые и чисто зеленые; и как одни и те же лучи света могли вызывать сложные цветовые узоры на одной и той же поверхности, например, на белой с зеленоватым оттенком бабочке Полярного сияния (*Antocharis cardaminis*)? Наконец, нам стоит только вспомнить, что многочисленные ночные чешуекрылые проходят стадию куколки под землей, хотя они демонстрируют блестящую, а также защитную окраску в наиболее подходящем распределении, чтобы раз и навсегда отвергнуть гипотезу о том, что влияние света играет какую-либо решающую роль в определении распределения окраски крыльев чешуекрылых.

Но с *Tropidoderus* дело обстоит иначе. В этом случае крылья растут постепенно в течение медленного роста животного, который происходит при полном освещении, и крылья молодого насекомого, вероятно, лежат одно над другим в точно таком же положении и покрывают те же места, что и у взрослой формы; следовательно, исходя из фактов данного случая, мы могли бы допустить возможность того, что желтизна покрытых участков обусловлена отсутствием света.

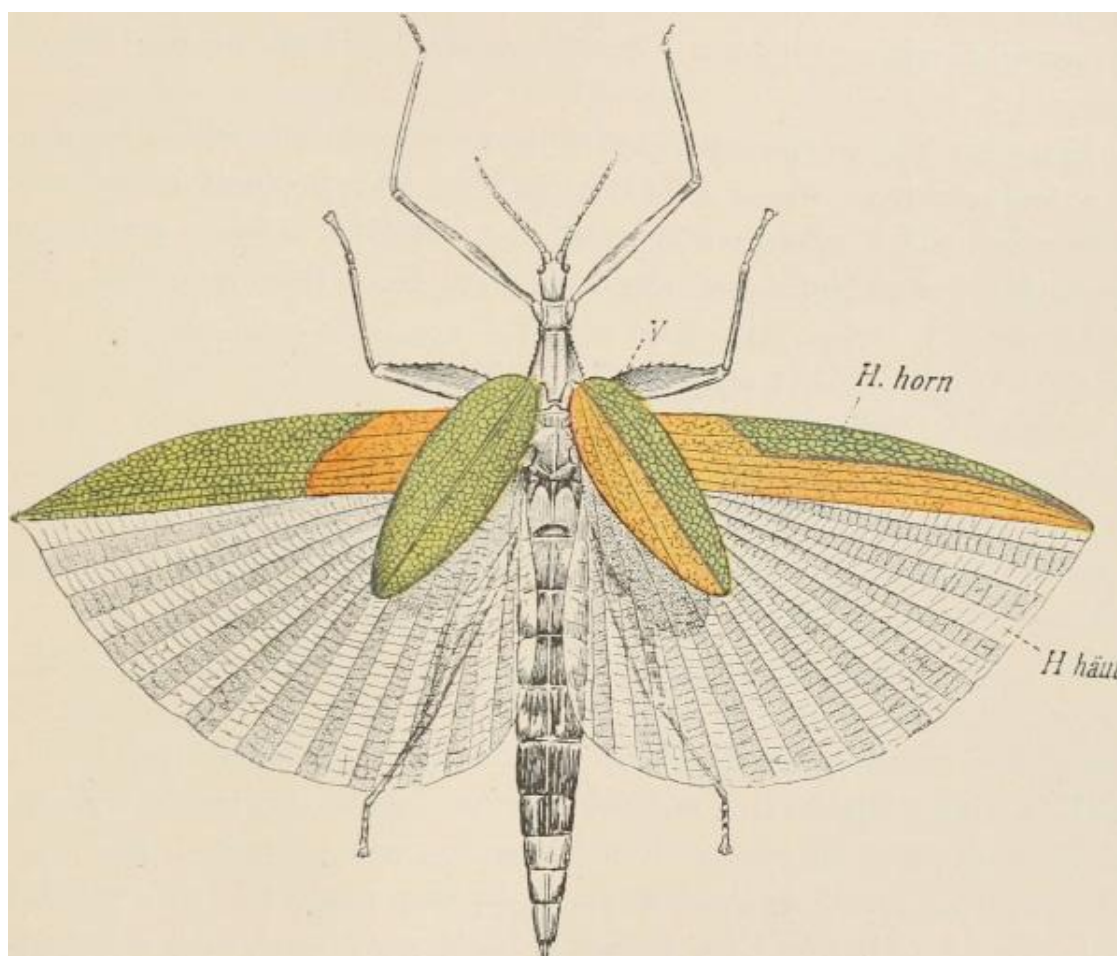


Рис. 11. *Tropidoderus childreni*, по образцу Бруннера фон Ваттенвиля, в позе летящего. V переднее крыло. H. häut, перепончатая часть заднего крыла. H. horn, роговая часть.

Но как только условия, сложившиеся среди чешуекрылых, также принимаются во внимание, мы признаем недостаточность предложенной интерпретации, поскольку среди бабочек мы имеем точно такое же явление — резкое ограничение защитной окраски частями, видимыми в положении покоя, факт, который в случае упомянутых бабочек не допускает никакой другой интерпретации, кроме интерпретации естественного отбора. Поэтому давайте посмотрим, не можем ли мы в случае с *Tropidoderus* прийти к более глубокому пониманию этого явления, чем то, которое подразумевается в теории прямого воздействия света. Очевидно, что желтые части тела животного не обязательно должны быть зелеными, поскольку они не видны в сидячем положении, а саранчу в полете никаким приспособлением нельзя было сделать невидимой. Поэтому остается только объяснить, почему желтые части не бесцветны и почему они также не зеленые. В настоящее время мы не можем ответить с какой-либо уверенностью; возможно, что окрашивающее вещество, вызывающее зеленый цвет, становится зеленым только под воздействием прямых солнечных лучей, а в остальном остается желтым; возможно также, что, как у чешуекрылых (см. Рис. 9), полная защитная окраска развивается естественным отбором только в тех местах, которые видны в сидячем положении, и что покрытые части тела приобретают любой индифферентный цвет, который может быть легко обеспечен метаболизмом насекомого. Но одно несомненно: покрытые части были бы зелеными, если бы это было выгодно для выживания вида, точно так же, как нижняя поверхность крыльев некоторых дневных бабочек зеленая. Если бы это было необходимо, зеленый цвет появился бы в результате естественного отбора, точно так же, как он появился у самых различных частей тела самых разнообразных насекомых, даже у тех, чье развитие протекает совершенно вне влияния света. В этом заключается разница между нашей интерпретацией и интерпретацией Бруннера фон Ваттенвиля: без естественного отбора никакое объяснение этого случая невозможно.

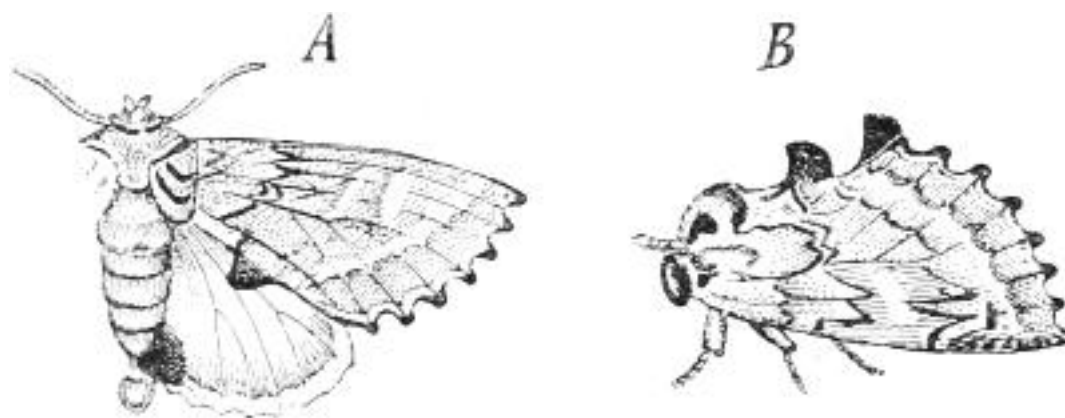


Рис. 12. *Нотодонта верблюжья*, после Резеля. А, в полете. Б, в состоянии покоя.

До сих пор я говорил только о дневных бабочках, у которых передние крылья имеют защитную окраску, покрывающую всю поверхность задних крыльев, и таким образом всегда были окрашены кончики передних крыльев. Но среди ночных чешуекрылых есть соответствующие случаи, при которых небольшой кончик заднего крыла образует продолжение защитной поверхности переднего крыла. У некоторых видов *Notodonta* и родственных родов в заднем углу беловатых в остальном задних крыльев имеется маленькое серое пятнышко и пучок волос, который по цвету и — когда он достаточно большой — по маркировке в точности напоминает защитно окрашенные передние крылья (рис. 12).

"Почему" сразу становится ясно, когда смотришь на насекомое в положении покоя, поскольку только этот маленький уголок крыла выступает за прикрывающее переднее крыло. Это было расценено как свидетельствующее против естественного отбора, поскольку такое маленькое пятнышко по своему цвету никак не могло повлиять на чашу весов относительно

жизни или смерти особи, и поэтому не могло быть выбрано. Но то же самое можно было бы сказать и о кончике переднего крыла у суточных форм, хотя там защитная поверхность больше, часто намного больше. Но кто должен решать, насколько большим должно быть открытое, незащищенное место, чтобы привлечь внимание врага, высматривающего пищу? Или кто может доказать, что самая лучшая и привычная защитная окраска действительно защищает своих обладателей? Что, если, в конце концов, все это игра, шутка, которую Создатель разыгрывает с нами, бедными смертными? Разве недавно один заслуживающий доверия наблюдатель не наблюдал внимательно и не видел, как пара воробьев ежедневно перелетала через деревянную изгородь, на которой днем обычно селились мотыльки рода *Catocala* и другие виды ночных чешуекрылых, превосходно снабженных защитной окраской? Они тщательно выполняли свою работу и вряд ли упустили из виду хоть одного человека. Но кто имеет право видеть в этом что-то большее, чем — то, что, безусловно, само собой разумеется, — что лучшая защитная окраска не является абсолютной защитой и никогда не предохраняет все от разрушения, а всегда только некоторые, и их может быть очень мало.

Как еще мог бы быть такой высокий коэффициент элиминации и такое постоянство числа особей вида на любой неизменяемой территории? Эти воробьи просто в полной мере использовали опыт, вероятно, приобретенный изначально случайно, и их зрение обострилось для этого конкретного вида на деревянном заборе почти такого же цвета, как у опытного коллекционера бабочек. Из этого, конечно, не следует, что защитная окраска была бесполезной, и мы также не можем считать гармонию между выступающим кончиком переднего или заднего крыла и большой защитно окрашенной поверхностью кроющего крыла несущественной. Напротив, если бы кончики были белыми или ярко окрашенными, как остальная часть заднего крыла, они, несомненно, привлекли бы к этому месту острый взгляд голодных врагов и таким образом выдали бы жертву. Вместо этого рассматриваемое пятно не только темное, но, в случае с *Notodonta*, снабжено пучком волосков, который в положении покоя насекомого (рис. 12, Б) лежит на спине и выглядит как темный, несколько изогнутый выступающий зуб, перед которым стоит другой, очень похожий, который вырастает из переднего крыла, а сзади находятся еще семь, гораздо меньших по размеру, темных зубов того же вида, отходящих от внешнего края переднего крыла. Взятые вместе, они имитируют зубчатый край увядшего листа и, таким образом, несмотря на их различное происхождение, образуют единый рисунок, обладающий значительной защитной ценностью. Как можно сомневаться в том, что каждый из этих пучков волос возник под влиянием естественного отбора и что его отсутствие или несовершенное развитие могло бы привести к открытию и уничтожению соответствующего насекомого?

Эти случаи кажутся мне особенно прекрасными доказательствами продуктивной эффективности отбора. Крыло защищено ровно настолько, насколько оно выступает из-под другого — ни на миллиметр дальше! Как должно быть иначе, если окраска частей тела, расположенных непосредственно рядом с ними, безразлична для вида, так что любые изменения в этих частях тела в направлении защитной окраски никогда не сохраняются, чтобы передаваться и накапливаться?

Именно это ограничение того, что абсолютно необходимо, является здесь и в других местах самым верным признаком того, что рассматриваемый признак был вызван естественным отбором. И если это единственно возможное и в то же время вполне достаточное объяснение удивительно четких цветовых границ у всех чешуекрылых, то не может быть причин, по которым мы должны пытаться привлечь какой-либо другой фактор для объяснения случая с *Tropidoderus*, тем более что и здесь только отбор может объяснить зеленый цвет открытых поверхностей; и более того, обычная у других фазмид модификация

самой передней зеленой полосы заднего крыла в твердый покров, защищающий мягкое брюшко, также указывает на естественный отбор; покров - сами крылья здесь стали слишком короткими, и поэтому край заднего крыла был изменен в твердое ребро, которое защищает мягкое тело насекомого (рис. 11, *H. horn*). Никаких различий в освещении и никакого прямого воздействия извне, что бы ни могло привести к этому.

Сколько еще я мог бы привести в этой связи! Многообразие цветовых и формообразующих приспособлений у насекомых, которым так необходима защита от их врагов, и особенно у бабочек, настолько велико, что я никогда не подошел бы к концу, если бы попытался дать хотя бы приблизительное представление об этом. Поэтому давайте теперь перейдем от таких случаев к более высокому — высшей ступени адаптации, при которой наблюдается не только имитация особой и сложной окраски, но и когда все животное становится похожим на какой-то внешний объект и, таким образом, защищено от обнаружения.

Сначала мы должны рассмотреть случай нашей пеструшки (*Gastropacha quercifolia*), которая своим медно-красным цветом, замечательной формой и зубчатыми краями крыльев и, наконец, совершенно необычным куриным кудахтаньем крыльев в состоянии покоя очень напоминает сухие дубовые листья, лежащие один над другим.

Мало чем отличается от этой "акулий" моли, обитающей в этой стране, *Xylina obsoleta*, которая, как следует из названия, в состоянии покоя похожа на обломок наполовину сгнившего дерева (рис. 10, стр. 77). Он "симулирует смерть", как мы обычно говорим, то есть он прижимает лапки и усики поближе к телу и не двигается; на самом деле, его можно поднять и бросить на землю, и он ни единым движением не выдаст, что он жив. Только после того, как его некоторое время не трогали, он снова проявляет признаки жизни и поспешно убегает, чтобы найти место получше. Окраска этого мотылька настолько причудливо смешана — коричневая, беловатая, черная и желтая - и прорисована остроугольными линиями и изгибами, что с первого взгляда его невозможно отличить от кусочка гнилой древесины. Однажды я сам испытал это на себе, когда, проходя мимо живой изгороди, мне показалось, что я увидел *ксилину*, сидящую на земле, и я поднял ее, чтобы рассмотреть. Я подумал, что это деревяшка, и, разочарованный, снова бросил ее на траву, но потом почувствовал неуверенность и снова поднял — чтобы обнаружить, что это все-таки был мотылек[1]!

[1] Резель говорит в этой связи: "Чудесная форма этого Папилио предохраняет его от повреждений, ибо, когда он свободно висит на стволе дерева, его в десять раз скорее приняли бы за кусок коры, чем за живое существо. Днем он также настолько малочувствителен, что, если его сбросить с места его отдыха, он падает на землю как безжизненный и остается лежать неподвижно. Можно также подбросить его в воздух или перевернуть, и он редко будет подавать признаки жизни. Я наколот многих из них на иголки, не видя никаких признаков чувствительности с их стороны. Это тем более примечательно, что эти птицы (sic), после того как они подверглись всем мучениям и невзгодам, которые можно им причинить, не проявляя никаких признаков чувств, воли, когда их оставляют в покое и им больше нечего опасаться, быстро уползают в темный угол и пытаются спрятаться от будущих нападений". — *Insektenbelustigungen*, Нюрнберг, 1746, т. i. стр. 52.

Этот случай с *Xylina* едва ли менее примечателен, и его сходство с имитируемым объектом едва ли менее удивительно, чем часто обсуждаемая имитация листа со стеблем, средней жилкой и боковыми прожилками у многих лесных бабочек Южной Америки и Индии.

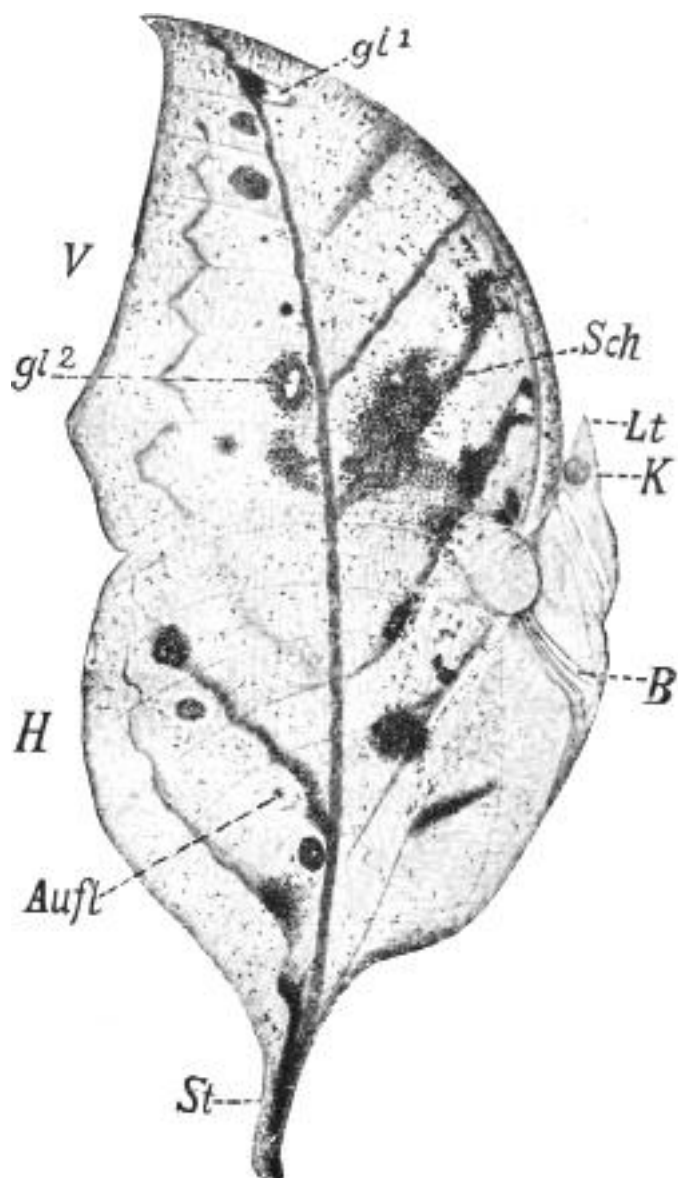


Рис. 13. *Каллима паралекта*, из Индии, прямо под боком бабочки в состоянии покоя. *K*, голова. *Lt*, верхнечелюстные щупики. *B*, конечности. *V*, переднее крыло. *H*, заднее крыло. *St*, "хвостик" последнего, соответствующий ножке листа. *gl¹* и *gl²*, прозрачные пятна. *Aufl*, eye-spots. *Щ*, пятна плесени.

Наиболее известной из них является индийская *каллима паралекта*, которая, когда оседает, обманчиво похожа на мертвый лист, или, скорее, на сухой или наполовину увядший, на котором коричневый цвет чередуется с красным и на котором есть одно или два полупрозрачных пятна без чешуек, предположительно представляющих капли росы. Верхняя поверхность этой бабочки имеет простые отметины, но великолепно окрашена — иссиня-черная с красновато-желтой или голубовато-белой полосой - и довольно постоянна. С другой стороны, нижняя поверхность, хотя она всегда напоминает мертвый лист, имеет очень разнообразные цвета основания, иногда сероватые, иногда желтоватые, красновато-желтые или даже зеленоватые. Часто боковые прожилки листа видны так же отчетливо, как на рис. 13, но часто довольно нечетко, а черные, заплесневелые пятна (*Sch*) на нашем рисунке могут быть более заметными, а могут и отсутствовать. Может показаться, что целью здесь была, так сказать, имитация различных видов листьев, точно так же, как в случае с разнообразными и многочисленными видами южноамериканского рода *Алæа*, которые обычно обитают в лесах и все более или менее похожи на листья, но каждый вид похож на

другой лист или на лист в другом состоянии, сухом, влажном или разлагающемся. Просто поразительно видеть такое разнообразие мимики листьев и необычайную точность, с которой воспроизводится впечатление от листа. Но далеко не всегда жилкование является причиной сходства, поскольку оно часто незаметно; высокая степень обманчивости обусловлена серебристо-прозрачно-желтой, темно-желтой, красно-коричневой или темно-черно-коричневой основной окраской, которая никогда не бывает полностью однородной и по которой обычно распространяется беловатая рябь в сочетании с замечательной имитацией блеска многих листьев. Верхняя сторона этой бабочки почти всегда заметно украшена фиолетовым, темно-синим или красным цветом, но всегда без какого-либо отношения к нижней поверхности. Не у всех, но у многих видов этого рода мы находим круглые полупрозрачные зеркала на крыле, уже упомянутые в случае с *каллимой*, а у некоторых видов используются совершенно замечательные средства, чтобы сделать сходство с листом совершенно обманчивым. Так, *Anæa polyx* в сидячем положении похожа на лист, с края которого гусеница откусила маленький кусочек; в действительности на крыле ничего не пропало, но на переднем крае переднего крыла полукруглое пятно яркого, мягкого желтого цвета так резко выделяется на остальной каштаново-коричневой поверхности крыла, что создает эффект отверстия в листе.

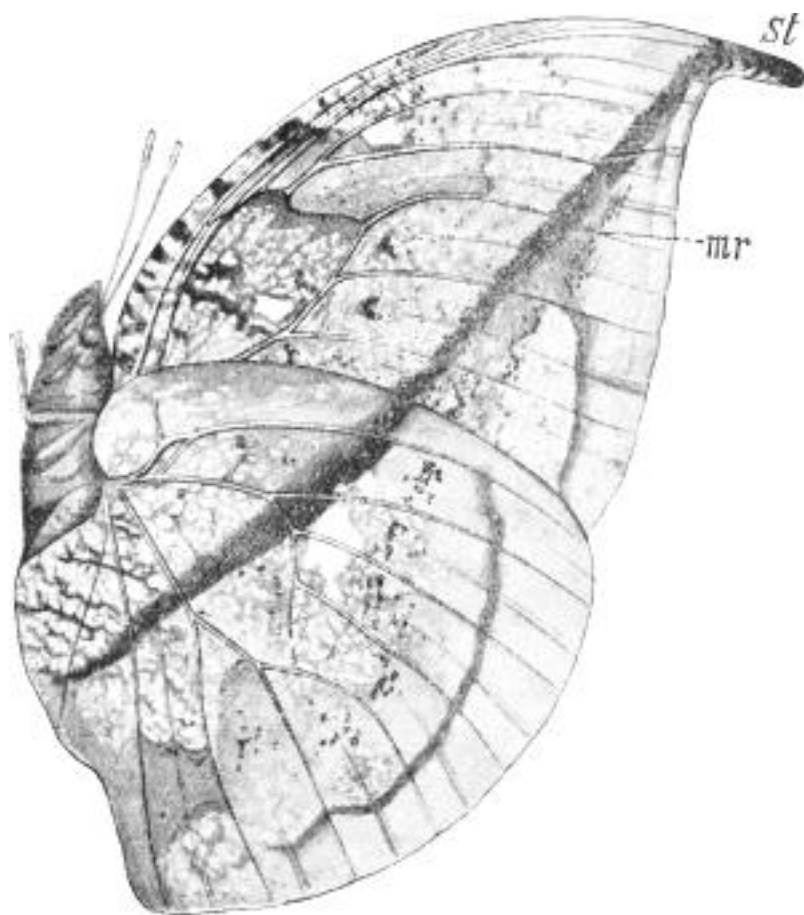


Рис. 14. *Cœnophlebia archidona* из Боливии в состоянии покоя. *mr*, средняя жилка видимого листа. *st*, видимый черенок.

Современный противник теории отбора (Эймер) предположил, что маркировка боковых жилок и другие сходства с листом у *Каллимы* представляют собой не что иное, как рисунок, который присутствовал в любом случае, унаследованный от предков и который с течением времени выстраивался определенным образом в соответствии с внутренними законами развития. Не отбор, то есть адаптация к окружающей среде, а внутренний импульс развития

привел к появлению сходства с листом. Удивительно, как предвзятая идея может ослепить человека и ослабить его суждения! Само собой разумеется, что адаптации начинаются не с *tabula rasa*, а с того, что уже присутствует; конечно, естественный отбор использует признаки, унаследованные от предков; он берет то, что уже существует, и изменяет или расширяет это по своему усмотрению. Таким образом, легко доказать, что прозрачные зеркала (рис. 13, gl^1 и gl^2) на крыльях *каллим*ы возникли в результате модификации зародышей глазных пятен, точно так же, как часто встречающиеся темные пятна плесени часто развиваются в сочетании с унаследованными глазными пятнами; однако не всегда, поскольку многие такие скопления черных чешуек встречаются в пятнах, на которых никогда не было глазного пятна. Таким образом, "жилки" бабочки частично возникли в результате постепенного смещения, удлинения и изменения направления унаследованных полос, как, например, отчетливо видно на заднем крыле на рис. 13, но иногда они являются новыми образованиями. Но прожилки листа никогда не встречаются на крыле какой-либо бабочки того вида, который не имеет привычки отдыхать среди листьев или у которого этого не было когда-то, и они никогда не соответствуют естественной маркировке какого-либо рода, который не обитает в лесах. Это впечатление жилкования листьев, очевидно, возникло из-за совершенно разных рисунков отметин, и оно достигалось то одним путем, то другим. Мы можем видеть это из того факта, что у разных бабочек он находится в совершенно разных положениях на крыле. У вида *Kallima* черенок листа находится в хвосте заднего крыла, кончик средней жилки находится рядом с концом крыла; у *CœNophlebia archidona* он полностью перевернут, кончик переднего крыла (рис. 14) удлинен и образует черенок, в то время как широкая темная полоса, средняя жилка (*mr*), проходит оттуда через середину обоих крыльев и, кажется, отходит от двух или трех боковых ребер, отходящих наружу. Если нас спросят, всегда ли эта бабочка садится так артистично, что "поворачивающийся кверху стебель листа соседствует с веткой", мы можем ответить, что быстро летящая птица вряд ли станет проверять, правильно ли прикреплен каждый лист в изобилии листвы в первобытных лесах к своему стеблю или нет, так же как мы не стали бы этого делать в случае нарисованного куста, на котором многие листья как будто парят в воздухе, точно так же, как в природе или на ее точной копии - фотографии.

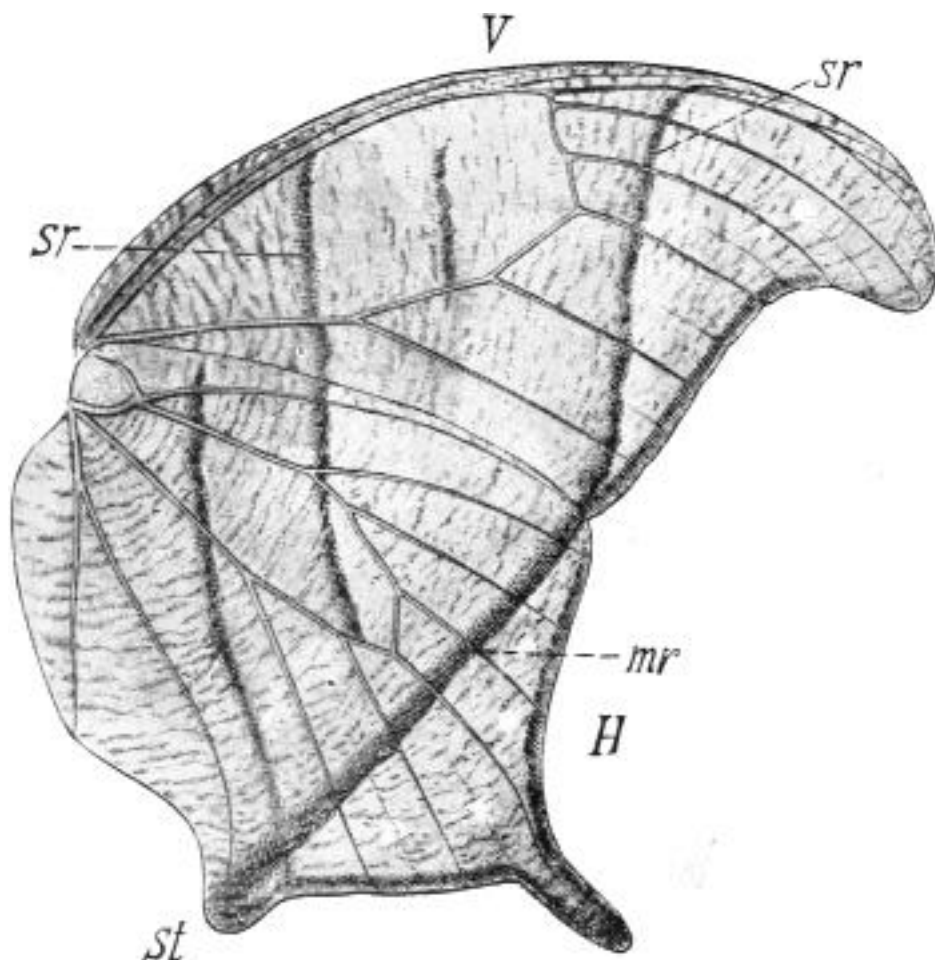


Рис. 15. Цезарь хоринейский из низовьев Амазонки в состоянии покоя. *V*, переднее крыло. *H*, заднее крыло. *mr*, средняя жилка видимого листа. *sr*, боковые жилки. *st*, намек на черенок листа.

Маркировка на листьях *Кенофлебии* или *Каллим* сильно отличается от маркировки на листьях одной из сатирид нижней части долины Амазонки, *Cærois chorinæus* (рис. 15). Если расправить эту бабочку обычным способом, она ни в малейшей степени не будет похожа на лист, и можно увидеть только ряд причудливо расположенных разрозненных полосок на нижней поверхности крыла. Но если крылья сложить вместе, чтобы соответствовать сидячему положению бабочки, появляется фигура листа, от которого, однако, осталась только половина и средняя жилка которого (*mr*) проходит наискось вперед от внутреннего угла заднего крыла. Здесь, опять же, нетрудно догадаться, что эта прямая полоса возникла путем смещения и выпрямления изогнутой линии, унаследованной от какого-то отдаленного предка, и именно эти точные изменения являются работой адаптивных процессов естественного отбора. То же самое относится и к боковым ребрам (*sr*), которых здесь четыре.

Но даже разделение поверхности крыла единственной темной линией, подобной той, что пересекает середину заднего крыла у *Хебомоджи* (рис. 9), индийской бабочки, значительно усиливает сходство отдыхающей бабочки с листом, сходство, которое уже проявилось в форме и окраске. Действительно, даже резкое разделение поверхности крыла на более темную внутреннюю и более светлую внешнюю части, которое встречается у многих видов *Алае*, создает очень яркое впечатление листа, пересеченного средней жилкой.

Не зря я так долго задерживался над бабочками-листьями. Я хотел прояснить, что мы ни в коем случае не имеем дело с несколькими исключительными случаями, а с большим количеством, во всех из которых было направлено сходство с листом, хотя оно было

достигнуто в разной степени и самыми разными способами. У того, кто изучает это богатство фактов, , несомненно, должно сложиться впечатление, что везде, где это было выгодно для существования вида, эволюция такого обманчивого сходства также была возможна. В любом случае нельзя не убедиться, что это не случай случайного сходства, как недавно пытались утверждать некоторые натуралисты.

Но я еще не совсем закончил свой краткий обзор фактов, поскольку не должен упускать из виду, что в вечнозеленых тропических лесах обитают также крупные ночные чешуекрылые, которые имитируют листья, иногда зеленые, иногда коричневые, мертвые.

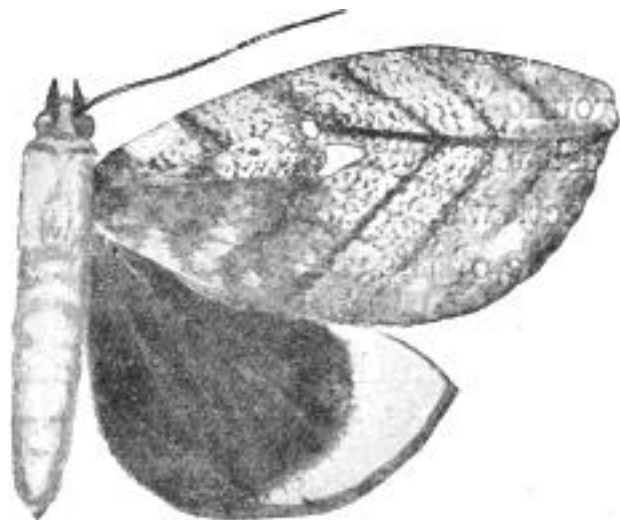


Рис. 16. *Филлодия декоративная* из Ассамы. Верхняя поверхность с листовидными отметинами только на переднем крыле, которое является единственной частью, видимой в состоянии покоя; 2/3 nat. размер.

На рис. 16 приведено хорошее изображение, уменьшенное на две трети, такого вида, *Phyllodes ornata*, из Ассамы. Задние крылья ярко окрашены в темно-черный и желтый цвета; в состоянии покоя они прикрыты передними крыльями, и они красно-коричневые с черными отметинами, которые точно и отчетливо имитируют ребра листа. Средняя жилка начинается у кончика переднего крыла, но обрывается на полпути через крыло с двумя серебристо-белыми пятнами, похожими на те, что бывают у многих дневных форм, которые также имитируют опадающие листья. Три пары боковых жилок с поразительной регулярностью отходят назад и вперед от средней жилки, почти под одинаковым углом и параллельно друг другу, а еще три обозначены расплывчатыми штрихами. Затем средняя жилка снова начинается во внутренней половине крыла, хотя представлена только широкой штриховкой. Все это наводит на мысль о двух порванных, гнилых листьях, один из которых частично прикрывает другой; и обман, несомненно, будет совершенным, когда мотылек будет сидеть на земле или среди гниющих листьев.

То, что все эти чрезвычайно благоприятные защитные окраски находят свое объяснение в медленных и постепенно накапливающихся эффектах естественного отбора, оспаривать нельзя; не подлежит сомнению, что они не могут быть объяснены, насколько нам известно, каким-либо другим способом.

Если бы, однако, было возможно, чтобы вид бабочки, обитающий в лесу и среди листьев, стал в результате естественного отбора в какой-либо степени и в постоянно возрастающей степени подобным листу, несомненно, многие насекомые, обитающие в лесах, и особенно в тропических лесах, также пошли бы по такому выгодному пути вариации — по крайней мере,

так мы склонны думать. И это действительно так; многочисленные насекомые различных отрядов, если они размером с лист, приобрели цвет, форму и, как правило, также отметины листа. Таким образом, многие тропические *Locustidae* наиболее реалистично имитируют зеленые, а также гниющие и отмершие листья. Кроме того *Tropidoderus*, рассчитанная на [стр. 79](#), в *Pterochroa* Южной Бразилии открывается особенно прекрасный пример этого, не только потому, что Земля-цветы, коричневого или зеленого цвета, гармонирует с мертвой или свежие листья, но, в то же время, все виды деталей отмеченных на насекомых, которые помогают повысить обманчивое впечатление. Даже очертания крыльев напоминают листья, а жилки листьев обозначены на надкрыльевых покровах с поразительной отчетливостью, и, наконец, особенно у светло-зеленых особей есть пятно на кончике крыла, которое посредством смеси коричневых, желтых, красноватых и фиолетовых тонов с поразительной точностью имитирует гниющее пятно. Здесь, опять же, происхождение этой особой адаптации может быть ясно распознано, поскольку неопределенно концентрическое расположение цветов указывает на то, что у предков вида на этой области было глазное пятно того же типа, которое мы все еще видим на заднем крыле, которое приковано в положении покоя. Таким образом, мы можем снова оглянуться на историю вида и прийти к выводу, что исчезновение и дегенерация глазного пятна начались в то время, когда развилось сходство с листьями, и это, вероятно, было вызвано каким-то изменением среды обитания, о котором мы теперь уже не можем догадываться.

Многие виды листовидных прямокрылых, как в Старом, так и в Новом Свете, имеют жесткие, зеленые, похожие на пергамент надкрылья, которые имеют поразительное сходство с толстыми, похожими на магнолию листьями тропических растений. Наряду с ними мы должны также упомянуть "ходячий лист", который был хорошо известен на протяжении веков. В его случае не только покровы крыльев, но и голова, грудная клетка и даже ноги имеют цвет и форму листа.

Не должны оставаться незамеченными и насекомые-палочники; эти причудливые обитатели теплых стран, чье удлиненное коричневое тело похоже на сучковатую веточку, а длинные ноги, также похожие на палочки, вытянуты неравномерно под разными углами к телу и обычно остаются неподвижными, когда насекомое отдыхает. Эти существа - вегетарианцы и обычно ведут себя настолько тихо, что даже наблюдающий за ними натуралист может легко не заметить их. Даже такой опытный исследователь насекомых, как Альфред Рассел Уоллес, был обманут, поскольку уроженец Филиппинских островов однажды принес ему образец насекомого, похожего на "трость", который он отверг, сказав, что на этот раз это было не животное, а на самом деле веточка, пока туземец не показал ему, что это насекомое, сходство которого с веточкой усиливалось тем фактом, что на спине у него был неровный зеленый нарост, который выглядел в точности как печеночница (*Jungermannia*), которая встречается на ветках деревьев в этом регионе.

Здесь также следует обратить внимание на колючих насекомых, которых много на колючих кустарниках тропических пустынь и плато, особенно в Мексике. Они имеют на относительно очень маленьком теле два или три крупных шипа, которые делают их похожими на часть колючего куста, на котором они сидят. Но эта маскировка подражанием шипам присуща не только насекомым, она наблюдается и у ящериц, особенно у *Молоха ужасного*, ящерицы, обитающей в австралийском буше и покрытой чешуей, похожей на колючки.

Этих примеров должно быть достаточно, чтобы показать, что имитация обычного окружения со стороны животных, которые нуждаются в защите или имеют обыкновение подстерегать свою добычу, не являются изолированными исключениями, случайным сходством или, как их раньше называли, "причудами природы", но что, напротив, они являются правилом,

зависящим от естественных причин и всегда возникающим, когда эти причины действуют. То, что такое защитное сходство, по-видимому, встречается гораздо чаще в странах с более теплым климатом, чем у нас, вероятно, ошибочно из-за того факта, что количество видов (особенно насекомых) там намного больше, и что многие виды насекомых имеют своих представителей со значительным размером тела, что не только делает их более заметными *для нас*, но и делает гораздо более необходимым какое-либо защитное приспособление по отношению к их врагам или жертвам.

Но здесь мы должны принять во внимание еще один пример, который встречается в нашей фауне во многих модификациях: гусеницы Geometridae. Многие из этих мягких и легко травмируемых гусениц очень напоминают по цвету и оттенку кору дерева или кустарника, на котором они живут (рис. 17). В то же время у них есть привычка в состоянии покоя вытягиваться прямо и негнуще, так что они свободно торчат под острым углом от ветки, казаясь таким образом одной из ее боковых веточек. У многих видов сходство усиливается необычным положением головы (*K*) и когтистых лапок (*F*), которые, частично прижатые к голове, частично выступающие из нее, придают переднему концу гусеницы вид двух концевых почек, в то время как различные маленькие заостренные, узловатые бородавки, разбросанные по телу, представляют собой спящие почки маленькой веточки. Кто не принимал когда-нибудь такую гусеницу за маленькую веточку, и не только неопытные наблюдатели, но даже подготовленные натуралисты? Много раз я не мог быть до конца уверен в том, что было передо мной, пока не прикоснулся к этому!

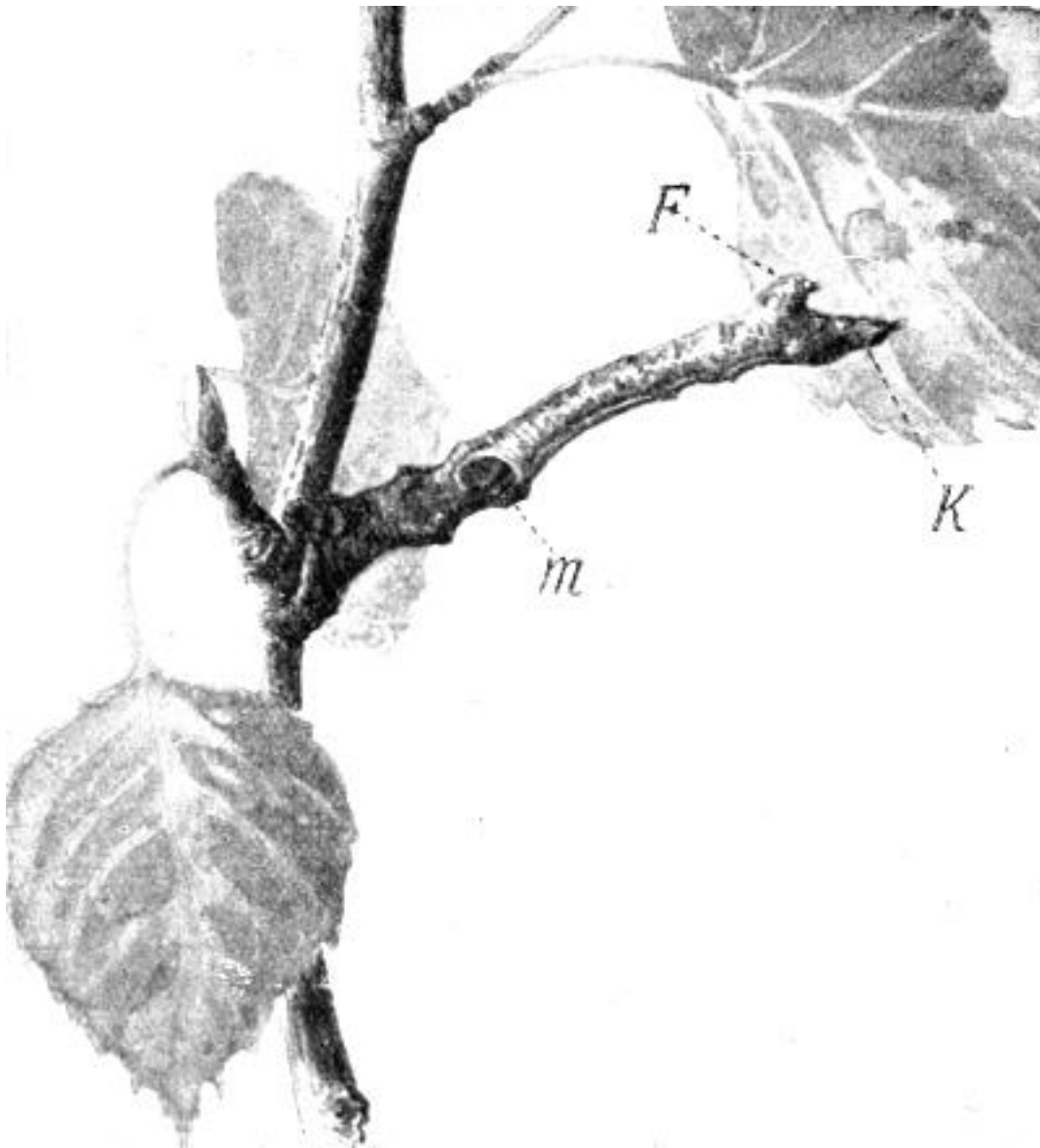


Рис. 17. Гусеница *Selenia tetralunaria*, сидящая на березовом прутике. *K*, голова. *F*, ножки. *m*, бугорок, напоминающий "спящий бутон"; физ. размер.

ЛЕКЦИЯ V

НАСТОЯЩАЯ МИМИКРИЯ

Мимикрия: ее открытие Бейтсом—*Heliconiidae* и *Pieridae*—*Danaides*—*Папилио меропе* и его пять самок—Самки лидируют—Виды с мимикрией у обоих полов—Возражения—Враги бабочек—Иммунитет моделей—Ядовитость пищи-растения иммунных видов—Несколько имитаторов одного и того же иммунного вида—Преследуемые виды одного и того же рода похожи на совершенно разные модели—*Элимнии*—Степень сходства—Различия между гусеницами модели и копии —Одинаковое сходство, достигнутое разными путями—Бабочки с прозрачными крыльями—Постепенно увеличивающееся сходство указывает на механические причины—Редкость миметических видов—Опасность для существования

вида не является необходимым условием миметической трансформации—*Папилио мерионес* и *Папилио меропе*—Сравнение с диморфными гусеницами—*Папилио турнус*—"Кольца мимикрии" иммунных видов—*Danaïs erippus* и *Limenitis archippus*—Отмечены дивергенция миметических видов от их ближайших родственников —Мимикрия у других насекомых—Имитаторов муравьев и пчел.

Давайте теперь обратимся к самой замечательной из всех защитных адаптаций формы и цвета, так называемой мимикрии, включающей все случаи подражания одного животного другому, о которой мы впервые узнали благодаря Бейтсу и более полному пониманию которой А. Р. Уоллес и Фриц Мюллер внесли особый вклад.

В то время как английский натуралист Бейтс[2]собирал и наблюдал на берегах Амазонки — как он делал в течение двенадцати лет — иногда случалось, что среди стаи этих ярко окрашенных бабочек причудливой формы *Heliconiidae* (Pl. II, рис. 13), он поймал одного, который при ближайшем рассмотрении оказался существенно отличающимся от своих многочисленных собратьев. Она, безусловно, была похожа на них и по цвету, и по форме, но принадлежала к совершенно иному семейству бабочек, к семейству пиирид, или белокрылок (Pl. II, рис. 19). Эти белые особи с окраской *Heliconiidae* всегда встречались поодиночке в стаях последней формы, и Бейтс обнаружил, что в разных районах Амазонки они всегда поразительным образом напоминали распространенный там вид *Heliconiidae*. Многие из них были ранее известны энтомологам, и поскольку они так сильно отличались от обычного типа *Pieridae*, особенно формой крыла, им было дано название *Dysmorphia*, "неправильной формы", хотя значение этой "неправильной формы" долгое время оставалось загадкой. Французский чешуекрылый Буадюваль пошел еще дальше, когда указал как на нечто примечательное, что природа иногда создает несколько видов из совершенно разных семейств совершенно одинаковыми, и обратил внимание на трех африканских бабочек, о которых нам придется подробно поговорить позже. Но даже он был слишком скован старыми взглядами на неизменность видов, чтобы прийти к правильной интерпретации. Таким образом, решающий шаг был оставлен за Бейтсом. Наблюдая, что *Heliconiidae* встречаются часто и обычно большими стаями, он пришел к выводу, что у них должно быть мало врагов, и поскольку он никогда не видел многочисленных насекомоядных птиц и насекомых, охотящихся на них, он далее пришел к выводу, что у них должно быть что-то неприятное, что защищало их от нападений этих хищных форм. С другой стороны, он обнаружил, что белки, похожие на геликонид, всегда были редкостью, и воспринял это как признак того, что их сильно преследовали, и что, следовательно, они должны быть вкусными лакомыми кусочками для насекомоядных. Таким образом, если бы было возможно, чтобы вид белых с обычной белой окраской семейства дал начало вариациям, которые сделали бы их в какой-либо степени похожими на *Heliconiidae*, которые защищены от преследования, и если бы, вдобавок, те, которые демонстрировали выгодную вариацию, присоединялись к стаям имитируемой формы, то эти варианты были бы в определенной степени защищены от нападения, и все больше и больше по мере увеличения сходства с защищенной моделью. Большое сходство этих белых с *Heliconiidae*, далее утверждал Бейтс, будет зависеть от процесса отбора, основанного на том факте, что в каждом поколении в среднем выживали для размножения те особи, которые были немного больше похожи на модель, чем остальные, и, таким образом, сходство, несомненно, вначале незначительное, постепенно достигало своей нынешней степени совершенства.

[2] Вклад в фауну насекомых долины Амазонки, пер. с англ. Linn. Soc., Vol. XXIII, 1862.

Гипотезы Бейтса впоследствии были подтверждены самым поразительным образом. Геликониды действительно обладают неприятным вкусом и запахом и полностью

отвергаются птицами, ящерицами и другими животными. Было непосредственно замечено, что пухляки, виды *тропонов* и других насекомоядных птиц, глядя вниз с верхушек деревьев в поисках пищи, пропускали мимо себя стаи ярко окрашенных *Heliconiidae*, которые порхали среди листьев, и эксперименты с различными насекомоядными животными дали тот же результат: *Heliconiidae* обладают иммунитетом. Следовательно, мы можем не только понять, что походить на них должно быть выгодно, мы также можем оценить многие из их специфических признаков, таких как их веселая окраска, которая должна служить признаком их неприятного вкуса, и их медленный, трепещущий полет, а также их привычку собираться в стаи, что должно облегчить птицам распознавание их как несъедобных. Все, что выделяет эти невкусные кусочки и делает их более узнаваемыми, должно быть им на пользу и, следовательно, должно быть одобрено естественным отбором (Pl. II, рис. 13).

Точно так же каждое усиление сходства со стороны мимикрий увеличивало бы их шансы остаться незамеченными, и любой, кто привык наблюдать бабочек в природе, может хорошо понять, что даже очень незначительное сходство могло послужить началом процесса отбора; возможно, даже простое изменение манеры полета в сочетании с привычкой общаться со стаями *Heliconiidae*. Я сам много раз бывал на мгновение обманут в наших собственных лесах Белкой необычайно величественного полета, так что я принимал ее за *Апатуру* или *Лименитис*. Следовательно, если бы в долине Амазонки то тут, то там встречались отдельные белые особи, которые летали в чем-то по образцу *Heliconiidae* и ассоциировались с ними, они, возможно, достигли бы определенной степени безопасности только благодаря этому, и она была бы значительно увеличена, если бы в то же время они несколько меняли окраску в направлении своих товарищей.

В любом случае не может быть никаких сомнений в том, что в этих случаях произошла реальная трансформация вида в окраске и маркировке, а также, возможно, часто и в форме крыльев, и что это произошло в сравнительно недавнее время — скажем, во время распространения вида, который нуждался в защите, на большом континенте, или с момента последнего распада иммунного вида на местные виды. Различные факты подтверждают это; прежде всего, то обстоятельство, что часто только самки проявляют эту защитную мимикрию; и что один и тот же вид может имитировать разные иммунные виды в разных областях, но всегда тот, который встречается в изобилии в этой области, и так далее.

Конкретные примеры проясняют это, и я только скажу заранее, что со времени открытия Бейтса были обнаружены многочисленные случаи мимикрии у бабочек не только в Южной Америке, но и во всех тропических странах с богатой фауной чешуекрылых. И такие отношения развились не только между *Heliconiidae* и *Pieridae*; многие повсеместно преследуемые, незащищенные виды из разных семейств имитируют виды, которые отвергаются из-за их тошнотворного вкуса, и они тоже принадлежат к разным семействам. *Heliconiidae* - чисто американская группа, но в Старом Свете и в Австралии их место занимают три больших семейства *Danaides*, *Euplœides* и *Acræides*, поскольку, по-видимому, все они неприятны на вкус и отвергаются всеми или, по крайней мере, большинством насекомоядных птиц. Многочисленные виды рода *Данайцы* (Pl. I, рис. 8), *Амори* (пл. I, рис. 5), *Euplœa* (Pl. III, рис. 25, 27) и *Акрея* (Pl. II, рис. 2), а также многие виды *Parilio* и других родов обладают преимуществом неприятного вкуса, если даже не ядовитости; следовательно, они защищены от преследования, и, как следствие, им во многом подражают аппетитные бабочки.

В качестве дополнительного примера я сейчас выбираю дневную бабочку из Африки, *Papilio merope* Cramer[3], которая, как показал Тримен в 1868 году, миметична. Этот вид широко распространен, поскольку, если не считать небольших местных различий в маркировке самцов, его ареал простирается на большую часть Африки, от Абиссинии до Капской провинции и от Восточной Африки до Золотого берега.

[3] Западноафриканская форма *Papilio merope* была совсем недавно выделена из южной формы и рассматривается как отдельный вид, последний теперь называется *Papilio senea*. Различия у самцов очень незначительны — несколько более короткие крылья, более короткое крыло-хвост и так далее — различия, которые кажутся относительно несущественными по сравнению с различиями между самцами и самками.

Самец - красивая крупная бабочка, желтовато-белая с легким черным налетом, с маленькими хвостиками на задних крыльях (PL. I, рис. 1), как наш собственный ласточкин хвост. Очень близкий родственный вид встречается на Мадагаскаре, и там самка окрашена аналогично, хотя ее можно отличить по тому, что на крыле немного больше черного. Однако на материковой части Африки самки *Papilio merope* настолько различаются по цвету и форме крыльев, что было бы трудно поверить, что они принадлежат к тому же виду, что и самец, если бы оба пола не были выведены более одного раза из яиц одной матери. Самки (рис. I, рис. 6) в Южной Африке имитируют вид *амори*, *A. echeria* (PL. I, рис. 7), темного основного цвета с белыми или коричневатато-белыми зеркалами и пятнами, и они наиболее обманчиво напоминают его. Но что делает случай более интересным в его теоретическом аспекте, так это то, что *данайская эхерия* из Капской колонии заметно отличается от *данайской эхерии* из Наталя, а самка *Папилио меропе* последовала этим двум местным разновидностям и также имеет накидную и нательную местные формы. Но и это еще не все, поскольку в Капской колонии есть еще две самки *Papilio merope*. Одно из них имеет желтый основной цвет и напоминает *Danais chrysippus*, который там чрезвычайно распространен (PL. I, рис. 3); другой совершенно другой (табл. I, рис. 4), поскольку она близко имитирует другую данаиду, встречающуюся в тех же районах Африки, и также иммунную, *Amauris niavius* (PL. I, рис. 5), не только в красивом чисто белом и темно-черном цвете поверхности крыла, но и в распределении этих цветов, образующих рисунок.

Таким образом, в Африке мы имеем четырех разных самок *Papilio merope*, каждая из которых имитирует охраняемый вид данаид. Они не всегда локально разделены, так что каждая из них ограничена исключительно определенным регионом, поскольку области их распространения часто перекрываются, и, например, на Кейптауне одна мужская форма и три разные формы женских были выведены из одной пары яиц. Кроме того, у нас есть факт, что между двумя местными формами *данайской эхерии* встречаются переходные формы, и что миметические самки *Papilio merope* демонстрируют те же переходные формы локально, и мы должны признать, что все эти факты наиболее хорошо согласуются с интерпретацией отбора, но не поддаются никакой другой. И чтобы рассеять последнее сомнение, природа сохранила *примитивную женскую форму* на африканском континенте, а именно в Абиссинии, где, наряду с самками—имитаторами, есть и другие, с хвостами, как у самцов (PL. I, рис. 1) и похожи на них по форме и цвету, за исключением нескольких незначительных отличий.

Таким образом, у *Papilio merope* мы имеем вид, который в ходе своего распространения по Африке почти совсем не изменился по мужскому полу, но у самок почти везде утратил внешний вид *папилио* и приобрел внешний вид данаиды, которая защищена тем, что невкусна, и даже не везде внешний вид одного и того же вида, а в каждом месте - преобладающего, а иногда и нескольких в одном регионе. Таким образом, эти самки

демонстрируют в настоящее время полиморфизм, состоящий из четырех основных миметических форм, к которым должна быть добавлена примитивная форма, напоминающая мужскую. Это сохранилось только в Абиссинии, и даже там оно не единственное, но встречается наряду с некоторыми миметическими формами.

На вопрос, почему только самки миметичны в этом и других случаях, Дарвин и Уоллес ответили, что самки больше нуждаются в защите. Во-первых, самцы среди бабочек составляют значительное большинство, и, во-вторых, самки должны жить дольше, чтобы иметь возможность откладывать яйца. Более того, самки, нагруженные многочисленными яйцами, тяжелее в полете, и в течение всего периода яйцекладки, то есть в течение значительного времени, они подвергаются нападениям многочисленных врагов. Будет ли рано или поздно съеден один из многочисленных самцов, не имеет значения для сохранения вида, поскольку одного самца достаточно, чтобы оплодотворить нескольких самок. С другой стороны, смерть одной-единственной самки означает потерю для вида нескольких сотен потомков. Следовательно, понятно, что у видов, уже несколько редких, прежде всего должна быть защищена самка; иными словами, все вариации, направленные на ее защиту, вызвали бы процесс отбора, приводящий к усилению защитных признаков.

Но есть также бабочки, у которых оба пола имитируют защищенную модель. Таким образом, многие имитаторы неприятных акрилидов (Рис. II, рис. 21) напоминают модель у обоих полов, а среди южноамериканских белых, имитирующих *Heliconiidae*, есть такие, которые имеют вид *Heliconiidae* даже у мужского пола (Pl. II, рис. 18, 19), в то время как другие выглядят как обычные белые (например, *Archonias potamea*). Но у многих из этих видов, которые миметичны у женского пола, мы находим также у самцов некоторые признаки миметической окраски, но в первую очередь только на нижней поверхности. Таким образом, самки *Perhybris pyrrha* (Pl. II, рис. 17) напоминают своим черным, желтым и оранжево-красным окрасом иммунную американскую данаиду, *Lycorea halia* (Pl. II, рис. 12), но их товарищи по верхней поверхности похожи на наших обычных белых, хотя на нижней поверхности у них уже видны оранжево-красные поперечные полосы *Lycorea* (Pl. II, рис. 16). У других миметических видов белых на подобное начало намекают еще более слабо, а у других, опять же, верхняя поверхность самца также окрашена в защитную окраску, и только единственное белое пятно на заднем, а иногда даже и на переднем крыле, демонстрирует первоначальную белизну пиерид (рис. 18).

Я не знаю, как кто-либо может истолковать эти факты иначе, чем то, что самки первыми приняли защитную окраску, а самцы последовали за ними позже и медленнее. Происходит ли это из-за наследования по женской линии и, таким образом, вытекает как механическая необходимость в силу законов наследования, до сих пор неизвестных нам, или это возникло потому, что у самцов было определенное преимущество в защите — хотя и не такое заметное — и что они, следовательно, независимо следовали по тому же пути эволюции, что и самки, еще предстоит исследовать. Лично я склоняюсь к последней точке зрения, потому что существуют защищенные миметические виды, у которых самка имитирует одну иммунную модель, а самец — другую, совершенно отличную от женской. В качестве примера можно привести индийскую бабочку, *Euripus haliterses*, а также *Hypolimnas scopas*, у последней из которых самец похож на самца *Euploea pyrgion*, а самка похожа на несколько отличающуюся самку того же охраняемого вида. Индийский *Papilio paradoxus*, по-видимому, также демонстрирует независимость процессов миметической адаптации, поскольку самец похож на голубого самца иммунной *Euploea binotata* (Pl. III, рис. 25), в то время как самка напоминает

радиально-полосатую самку *Euploea midamus* (Pl. III, рис. 27), и эта двойная адаптация повторяется у другой преследуемой бабочки, *Elymnias leucosyma* (Pl. III, рис. 26, 28).

Было высказано много возражений против интерпретации мимикрии методом отбора. Утверждалось, что бабочки подвергаются травмам со стороны птиц лишь в незначительной степени, недостаточной для объяснения такого интенсивного и упорного процесса отбора, потому что они не очень желанный лакомый кусочек из-за больших и несъедобных крыльев и относительно маленького тела. Также были высказаны сомнения относительно невосприимчивости моделей, которая не была доказана у многих видов, в отношении которых это предполагается. Наконец, утверждается, что преимущество, которое дает сходство с иммунной моделью, не доказано, а является чисто гипотетическим; и что вполне вероятно, что птицы вообще не различают цвета и отметины летящих бабочек, но в лучшем случае их вводит в заблуждение сходство в их манере полета.

Последнее возражение содержит определенную долю истины, поскольку способ бегства всегда играет определенную роль в подражании незнакомому виду. Позже мы увидим, насколько инстинкты вида способствуют обману во всех случаях защитной окраски. Следовательно, не исключено, что во многих случаях изменению окраски предшествовали имитация полета иммунного вида и постепенно растущее знакомство со средой обитания того же иммунного вида. Действительно, наблюдатели единодушно подчеркивали медленный полет иммунных видов (*Heliconiidae*) как фактор, облегчающий распознавание бабочек зоркими птицами.

То, что бабочки подвергались жестокому преследованию не только в более ранние периоды мировой истории, как некоторые предполагали, но и то, что они продолжают это делать до сих пор, кажется мне неоспоримым в свете наблюдений последней четверти века. Даже в этой стране, где выращивание бабочек и насекомых птиц все больше вытесняет их, значительное количество бабочек в полете становятся жертвами птиц. Питомник приводит наблюдения по этому вопросу в отношении белогорлых; Каспари - в отношении ласточек. Последний выпустил из своего окна около сотни маленьких черепаховых бабочек (*Ванесса антиопа*), "но не десять из них долетели до соседнего леса", "всех остальных съели ласточки", которые в большом количестве собирались перед его окном." Катаринер наблюдал в высокогорьях Малой Азии стаю пчелоедов (*Merops*), которые поймали в полете и проглотили множество особей очень красивой дневной бабочки (*Таус церисийи*).

Наконец, пастор Слевогт собрал много доказательств того, что наши местные бабочки сильно страдают от преследований со стороны птиц. А что касается тропических стран, то давно известна охота насекомых птиц на бабочек. Так, Пеппиг говорит, что в первобытных лесах можно легко узнать место, выбранное одним из якамаров (*Galbulidae*) в качестве своего любимого места отдыха, поскольку крылья самых крупных и красивых бабочек, которые едят только тела, лежат на земле по кругу на расстоянии нескольких шагов. Непосредственными наблюдениями за охотой птиц первобытных лесов на насекомых мы обязаны особенно доктору Ханелю, который нашел много возможностей для наблюдений в ходе своих увлеченных коллекционированием путешествий по Центральной и Южной Америке. Он пишет: "Ни одно другое семейство бабочек не страдало так сильно от птиц, как *Pieridae* (Белые), и эти флибустьеры часто отхватывали самые красивые и свежие экземпляры совсем рядом со мной. Каждый раз я заново поражался неизменной безопасности их полета и с радостью расплачивался за это зрелище потерей нескольких экземпляров". О преследовании одного из крупных видов *калиго*, нижняя поверхность которого, похожая на лист, отмечена глазными пятнами, я уже описывал (рис. 6, стр. 70), он говорит: "С невероятным мастерством это довольно крупное насекомое уклонялось от каждого удара

клюва птицы, которая преследовала его вплотную, и спасалось, перелетая с одного куста на другой, пока, наконец, не было поймано". потерявшись из виду в самом густом переплетении ветвей, измученная птица отказалась от дальнейших попыток преследования.

Но, помимо птиц, бабочкам первобытного леса приходится опасаться преследования других насекомых, особенно крупных хищных стрекоз, которые набрасываются на них в разгар их полета. Ханель часто видел, как крупный, красивый голубой *Morpho cisseis*, который мирно порхал вокруг кроны дерева, внезапно метнулся головой вниз, "как бык с опущенными рогами, а затем, по-видимому, с трудом поднялся на ноги после того, как вырвался из рук внезапно напавшего, чьи челюсти оставили отчетливые короткие шрамы".

Помимо птиц и хищных насекомых, бабочек преследует целая армия ящериц. Чтобы привлечь бабочек, Ханель разложил в лесу приманку: "сахарный тростник, маленькие сладкие бананы и тому подобное". На него садились различные виды бабочек: "Сатириды, агерони, *Адельфы* и другие нимфалиды". Он увидел, что их "постоянно преследовали и нападали жадные ящерицы, которые, несмотря на свою пухлую фигуру и неуклюжую походку, показали способность внезапно выпрыгивать и с большой ловкостью хватать свою добычу". Однако очень удивительно видеть, с какой ловкостью такое преследуемое насекомое уклоняется от повторяющихся атак этих мародеров. "Так, однажды *Адельфу* дюжину раз отгоняла от выставленной приманки ящерица, которая набрасывалась на нее, но она всегда ненадолго усаживалась на лист и вскоре возвращалась к своей трапезе, после чего враг "мгновенно бросался на нее в ярости, пока, наконец, не был вынужден сдаться", оставив попытки поймать существо, столь искусное в отступлении.

Многие бабочки собираются в полдень на песчаных отмелях посреди реки, чтобы напиться, и там тоже всегда шныряют ящерицы. Ханель дает красивое и, несомненно, точное описание защитного значения длинного хвоста, который несут многие похожие на паруса сосочки на конце заднего крыла; они "совершенно очевидно" обеспечивают защиту от ящериц, "которые после укуса часто оказываются вынуждены довольствоваться одним хвостом, в то время как остальные части животного улетают практически невредимыми".

Фактом является не только массовое преследование бабочек, но и иммунитет известных видов, которые являются образцами для мимикрии. Во всяком случае, для многих видов это уже установлено. Прежде всего, как уже было сказано, это верно для *Heliconiidae*, в отношении которых Уоллес давно показал, что при надавливании на грудную клетку они выделяют желтоватый сок неприятного запаха. Вероятно, это кровь насекомого, но это не мешает тому, что отталкивающий запах живой бабочки ощущается на расстоянии "нескольких шагов", как заметил Зейтц у *Heliconius besei*.

Были проведены неоднократные эксперименты, которые показали, что таких бабочек отвергают не только насекомоядные птицы первобытного леса, но и ручные индейки, фазаны и куропатки, обычно такие прожорливые. Ханель недавно повторил эти эксперименты в Бразилии с курами и получил тот же результат. Куры, "которые в остальном жадно поглощали всех бабочек", отвергли всех итомид, геликониид, белых сосочков, а также некоторых ярко окрашенных геликониидоподобных мотыльков, которые летают днем, таких как *Esthema bicolor* и *Pericopis lycorea*. Очевидно, что яркая или бросающаяся в глаза окраска этих чешуекрылых служит предупреждающим сигналом об их невкусности и защищает их от попыток птиц исследовать их вкус. Следовательно, мы обнаруживаем, что нижняя поверхность этих насекомых окрашена так же, как и верхняя. Даже численность этих видов, которые летают повсюду, указывает на то, что они должны быть незначительно истреблены, и, по сути, мы никогда не находим крыльев *Heliconiidae*, лежащих на земле в лесах Южной

Америки, в то время как крылья *Nymphalidae* и других бабочек отнюдь не редкость рассматривать как остатки птичьей трапезы.

Так же мало места для сомнений, как и в случае с геликонидами и их союзниками, в том, что данаиды, акрииды и эвплииды в тропических регионах Старого Света обладают определенным иммунитетом из-за их отталкивающего запаха и вкуса. Здесь тоже наблюдения и эксперименты показали, что птицы, ящерицы и хищные насекомые не трогают бабочек этих семейств. Мне нужно только упомянуть наблюдение Тримена о том, что под акацией, часто посещаемой бабочками, на которой богомолы — так называемые молящиеся насекомые — ловили и пожирали большое количество насекомых, крылья *Acraea* или *Danais* никогда не были найдены. Эти невкусные бабочки также обладают пестрым или, по крайней мере, броским нарядом, узнаваемым издали и одинаковым на обеих поверхностях; а также у них медленный полет, по которому их легко узнать. Они тоже обычно собираются большими стаями, и оба пола похожи друг на друга или очень похожи друг на друга по окраске, или, по крайней мере, они оба одинаково бросаются в глаза. Но даже эти случаи не завершают список бабочек, которые защищены из-за своей невкусности; среди других сильно преследуемых и потому вкусных *Pieridae* (белых) есть азиатский род, *Delias*, который, по всей вероятности, принадлежит к неуязвимым бабочкам, на что указывает их ярко окрашенная нижняя поверхность, а среди ночных чешуекрылых разных стран и семейств есть отдельные поколения, которые очень ярко и бросаются в глаза и которые отвергаются птицами, так как их неприятный запах ощущается на расстоянии нескольких метров. ножки (*Chalcosiidae* и *Eusemiidae*). Последние больше не летают под покровом ночи, как их сородичи, а ведут дневной образ жизни.

Следует предположить, что отталкивающая способность таких "невкусных" бабочек связана с пищевым растением, на котором живет гусеница. Едкие, вызывающие тошноту, вяжущие и фактически ядовитые вещества вырабатываются многими растениями, и позже мы увидим, что это идет им на пользу; эти вещества попадают в насекомое, и они делают это, вероятно, частично неизмененными, частично определенно измененными, но все же они защищают, возможно, даже в повышенной степени. Это подтверждается тем фактом, что многие гусеницы иммунных бабочек питаются более или менее ядовитыми растениями: акриды и геликониды — пассифлорами, которые содержат тошнотворные вещества; данаиды — ядовитыми асклепиадами, которые богаты млечным соком или латексом; эвплеи — ядовитыми видами *фикусов*, неотропины — пасленовыми и так далее. Но есть много родов, богатых видами и распространенных по всей земле, гусеницы которых живут на растениях самых различных семейств и признаков, и из них большинство видов съедобны, хотя некоторые отвратительны на вкус и запах и, следовательно, невосприимчивы. Так обстоит дело в роде *Papilio*. Еще в шестидесятых Уоллес обнаружил, что существуют невосприимчивые виды *Papilio*, и что им подражают другие виды. Позже было показано, что эти иммунные виды питаются главным образом ядовитыми растениями (в широком смысле), различными аристолохиями; и Хаазе недавно сгруппировал их вместе как ядоедов (бабочки-аристолохии или фармакофаги). Они отличаются заметным красным цветом на теле. У некоторых из них, как у *Papilio philoxenus*, у живого животного был обнаружен отталкивающий запах разлагающейся мочи.

Таким образом, мы видим, что сильно преследуемые и легко травмируемые бабочки используют ядовитое вещество (в самом широком смысле), вырабатываемое в растении для его собственной защиты, и везде, где это позволяет их собственный метаболизм, они используют его для самозащиты. Поэтому нам не нужно удивляться ни тому, что так много бабочек обладают иммунитетом, ни тому, что среди многочисленных вкусных видов

небольшая часть пыталась стать похожей на охраняемые виды, насколько естественный отбор был способен обеспечить такое сходство.

Вряд ли существует какой-либо феномен адаптации, столь широко распространенный и разнообразный в своих проявлениях, который в то же время так много наблюдался и прослеживался во всех деталях, как мимикрия; и тот факт, что все наблюдаемые явления так прекрасно согласуются с выводами теории, несомненно, следует рассматривать как обоснование правильности его интерпретации в терминах естественного отбора. Я, по крайней мере, не знаю ни о каких фактах, противоречащих этой теории, но о многих, которые можно было бы из нее предсказать.

Например, исходя только из теории, можно было бы предсказать, что иммунный вид часто будет иметь несколько имитаторов, как, собственно, часто и бывает, и было бы легко привести многочисленные примеры этого. Таким образом, двум данаидам Южной и Центральной Африки, *Amauris echeria* и *Amauris niavius*, подражают не только две женские формы *Papilio merope*, как мы уже подробно описывали, но последней также подражает нимфалида, которая нуждается в защите, *Diadema anthedon*, а первой - две дневные бабочки разных семейств, *Diadema nuina* и *Papilio echerioides*.

Аналогичным образом, черно-красному Геликониусу мельпомене в Бразилии подражают как самки белого (*Archonias teuthamis*), так и папилюо, который получил название *P. euterpinus* из-за этого сходства. Таким же образом, иммунная *Methona psidii*, Cr. Бразилия, с ее полупрозрачными крыльями, отмеченными черными полосами, имеет пять подражателей, принадлежащих к пяти разным родам, и один из них вообще не является настоящей дневной бабочкой, но является одним из дневных видов рода *Castnia*, систематическое положение которого сомнительно.

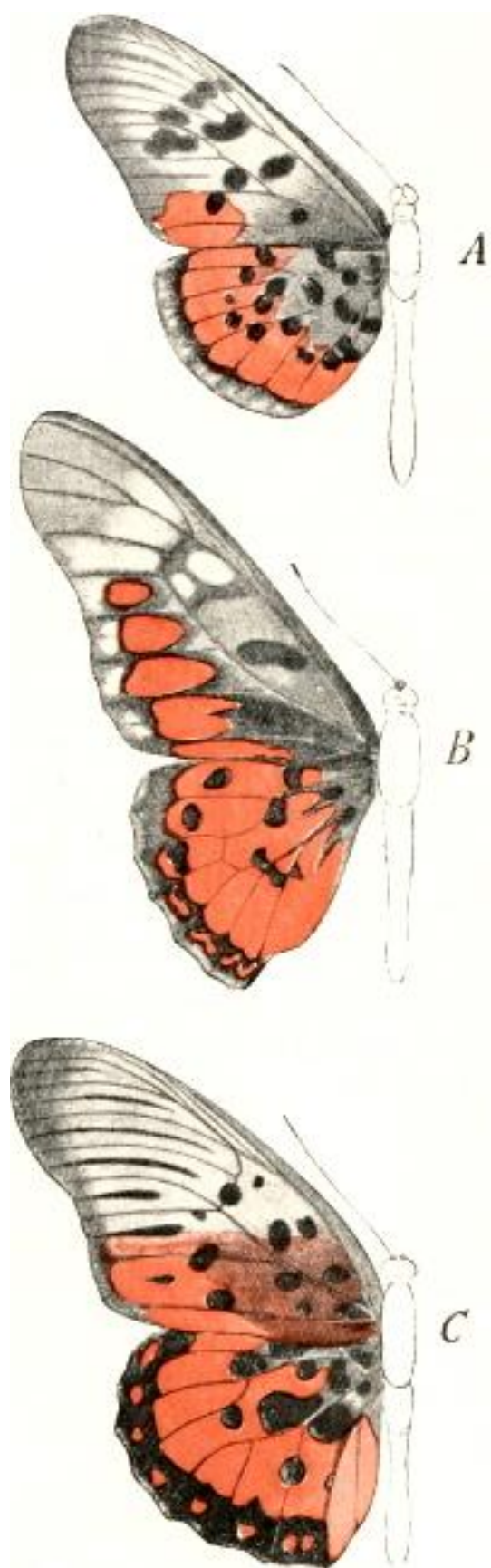


Рис. 18. Верхние поверхности А, *Acræa egina*, с Золотого берега, невосприимчивы. Б, *Папилио ридлианус* из Габуна, не застрахован. С, *Pseudacraea boisduvalii*, с Золотого берега, не застрахован.

Западноафриканский иммунный акрид, *Acræa gea* (Pl. II, рис. 21), обманчиво имитируется как узкой, удлинённой формой крыла, так и его черновато-коричневыми и белыми крапинками нимфалидой, *Pseudacræa hirce*, самкой папилио (*P. synorta*), партнер которой совершенно другой, и самкой сатириды (*Elymnias phegea*) (Pl. II, рис. 20). У *Papilio* сходство распространяется на своеобразное черное, как смоль, блестящее пятно на нижней стороне основания заднего крыла, и все три модели похожи на модель с обеих сторон, и, следовательно, как в полете, так и в положении покоя.

На том же побережье Западной Африки встречается странная серовато-черная *Acræa egina* с кирпично-красными пятнами и полосами и угольно-черными точками (рис. 18, А). У себя на родине этот иммунный вид обманчиво имитируют две другие бабочки — нимфалида, *Pseudacræa boisduvalii* (рис. 18, С) и самка папилио (*P. ridleyanus*) (рис. 18, В), причем последняя не так точно, как первая, но вполне достаточно, чтобы ее можно было спутать с ее моделью в полете.

Было бы менее легко с уверенностью предсказать, исходя из теории, что, наоборот, разные виды рода, нуждающиеся в защите, смогут имитировать совершенно разные иммунные модели, ибо кто бы осмелился предсказать, как далеко может зайти способность вида к изменчивости и сколько различных видов окраски он способен принять? Но факты учат нас, что в этом отношении существует широкий спектр возможностей.

Наиболее интересным в этом отношении является, пожалуй, азиатско-африканский род *Elymnias*, сатирид, многочисленные (более тридцати) виды которого, по-видимому, нуждаются в защите, поскольку многие из них имитируют иммунных бабочек, в то время как остальные неприметны и имеют защитную окраску нижней поверхности. На табличках II и III некоторые из первых изображены рядом с их моделями. Единственный африканский вид (*Elymnias phegea*) (Pl. II, рис. 20) имитирует, как уже упоминалось, распространенный *Acræa gea* (Pl. II, рис. 21). Многие азиатские *Elymniidae* являются имитаторами иммунных клеток, особенно темно-коричневые виды со сталью-синим отливом, такие как *E. patna* в Индии, *E. beza* на Борнео и *E. penanga* на Борнео. В Амбоине летает *E. vitellia*, самка которой точно имитирует обычную, светло-коричневую, неприметную *Euploea climena*, которая встречается там. Самец *Elymnias leucocyma* (Pl. III, рис. 26) напоминает коричнево-голубую мерцающую *Euploea binotata* (Pl. III, рис. 25), в то время как самка имитирует темную радиально-полосатую самку *Euploea midamus* (Pl. III, фиг. 27 и 28): самец *Elymnias cassiphone* напоминает черновато-коричневую с темно-синими переливами *Euploea claudia*, в то время как самка похожа на самку *Euploea midamus*. Ряд видов элимний копируют данаид: так, оба пола *E. lais* похожи на *Danaïd vulgaris* (Pl. III, фиг. 29 и 30), а *E. ceryx* и *E. timandra* похожи на другую подобную данаиду, *D. tytia*. Единственная самка *E. undularis* с Цейлона, имитирующая коричнево-желтую *D. genutia* (Pl. II, рис. 22) по общему виду, хотя и не в деталях, в то время как самец (Pl. II, рис. 24), по-видимому, пытается имитировать синий *Euploea*. Редкая форма, не часто представленная в коллекциях, *Elymnias kunstleri*, имеет поразительное сходство с данаидой, *Ideopsis daos* Boisd., с ее белыми крыльями, испещренными черными пятнами, в то время как три вида имитируют, вероятно, иммунный род пиерид *Delias*, особенно на нижней поверхности, которая украшена желтым и красным. Возможно, тот, который наиболее сильно отклонился от исходного вида, - это *Elymnias agondas* Boisd. (Pl. II, рис. 32) из региона Папуа и острова Вайгеу, поскольку он имеет два больших голубых глазных пятна на задних крыльях и, таким образом, особенно в случае почти белой самки, очень напоминает *Tenaris bioculatus* (Pl. III, рис. 31). Таким образом, существует семь или восемь типов маркировки и окраски, отличающихся друг от друга и принадлежащих к шести разным

родам и гораздо большему числу видов, которым подражает этот единственный род *Elymnias*.

Наиболее интересно отметить, как эти миметические виды более или менее отказываются от первоначальной симпатичной окраски нижней поверхности и используют при создании своей мимикрии маркирующие элементы, которые изначально были направлены на маскировку. Согласно прекрасным наблюдениям Эриха Хаазе над этим родом *Elymnias*, основная окраска нижней поверхности должна была быть "серой, с темными крапинками, защитной", как это до сих пор встречается, например, у нескольких миметических видов, таких как *Elymnias lais* (Pl. III, рис. 30). Эта окраска листьев исчезает все больше и больше по мере того, как совершенствуется имитация модели, пока, наконец, модель не повторяется и на нижней поверхности. Сравните, например, фиг. 30 и 32. Из этого мы можем заключить, что одежда, по сравнению с которой чешуекрылые кажутся невкусными кусочками, является более эффективной защитой, чем сходство с листом. Это действительно можно было бы вывести даже из теории, поскольку сходство с листом никогда не защищает *абсолютно*, и в любом случае делает это только во время отдыха, в то время как кажущаяся невкусность всегда отталкивает нападающих.

Те, кто не знаком с историей бабочек, обычно спрашивают, когда им объясняют эти миметические отношения, откуда мы знаем, что копии, которые так похожи на свои модели, действительно принадлежат к другому роду или даже семейству. Несомненно, есть случаи, когда модель и копия настолько похожи друг на друга, что даже зоолог не может отличить одну от другой без тщательного изучения, как, например, в случае некоторых прозрачнокрылых *Heliconiidae* из Бразилии (*Ithomiidae*) и их подражателей, принадлежащих к семейству Белокрылых. Но даже в таких случаях сходство распространяется лишь настолько, насколько это теоретически необходимо, то есть только на те признаки, по которым бабочка кажется глазу ее преследователя похожей на другой вид, заведомо для него неприятный. Сходство не распространяется на детали, которые можно разглядеть только с помощью увеличительного стекла или микроскопа, и, прежде всего, оно не распространяется на гусеницу, куколку или яйцо. Таким образом, в приведенном случае мы можем быть уверены, что гусеница *Ithomia* сильно отличается от гусеницы, имитирующей Белую, поскольку первая по строению будет принадлежать к типу гусеницы *Ithomia*, а другая - к обычному типу Белых. Действительно, пока что эти два вида неизвестны на стадии гусеницы, но известны другие случаи. Вид, принадлежащий к тому же роду, что и наши местные "зимородки" (*Limenitis populi*), дневная бабочка Северной Америки, *Limenitis archippus* (Pl. I, рис. 9), сильно напоминает коричнево-желтого иммунного данайца *erippus* (Pl. I, рис. 8), в то время как гусеницы обоих видов совершенно разные, гусеница *Danais erippus* обладает замечательными, мягкими и гибкими роговидными отростками гусениц *Danaid* (Pl. I, рис. 10a), в то время как гусеница *Limenitis archippus* (Pl. I, рис. 11a) сразу распознается по тупым, булабовидным и шиповидным сосочкам как гусеница *Limenitis*. Таким образом, адаптация бабочки к ее защищенной модели не оказала никакого влияния на гусеницу. Это также не повлияло на куколку, которая в обоих случаях демонстрирует очень разную и весьма характерную форму данайской куколки и лименитской куколки соответственно (Pl. I, рис. 10b и 11b).

Но даже в самой бабочке ничего не изменилось, за исключением того, что увеличивает сходство с моделью. Все остальное осталось неизменным, прежде всего жилкование крыльев. После кропотливой и ценной работы Херриха-Шефера жилкование было положено в основу всего систематического расположения бабочек, и оно позволяет нам, фактически, с точностью различать не только семейства, но часто даже роды, поскольку ход жилок у

разных видов одного рода одинаков, и это верно как для миметических видов, так и для других. Таким образом, у данаидоподобного *Limenitis* есть обычное *Limenitis* жилкование, подобное тому, которое наблюдается у наших собственных аборигенных видов *Limenitis*, а у уже описанных видов *Elymnia* из африканских и индийских лесов и травянистых равнин жилкование всегда характерно для этого рода, независимо от того, защищены ли они только симпатичной окраской или имитируют иммунную *Euploea*, *Danaïs*, *Acræa* или *Tenaris*. Как бы сильно ни менялся контур крыла, жилкование остается неизменным, и мы можем отличить модель от копии только этим способом, так что даже при самом близком сходстве сомневаться не приходится. В теоретическом аспекте это постоянство жилкования, очевидно, важно, поскольку ничто в организме не подвержено вариациям, жилкование крыльев могло варьироваться, как, собственно, и варьировалось от рода к роду в ходе филогенетической истории; но поскольку изменения в жилковании не могли быть обнаружены врагами бабочек, какими бы зоркими они ни были, в этих случаях не было причин для вариаций в этом отношении.

В этой связи Поултон выдвинул интересные факты, показывающие, что имитаторы одной модели, принадлежащие к разным родам, часто обеспечивают один и тот же эффект совершенно разными способами. Таким образом, стеклообразная прозрачность крыльев у *Heliconiidae* рода *Methona* зависит от значительного уменьшения размера чешуек, которые обычно покрывают обе стороны крыла так же густо, как черепица на крыше, и придают окраску. У другого весьма похожего вида, также прозрачнокрылой, данаиды *Ituna ilione*, прозрачность обусловлена отсутствием большей части чешуи, а у третьего имитатора, *Castnia linus*, var. *y heliconoides* чешуйки не изменились ни по размеру, ни по количеству, но стали абсолютно непигментированными и прозрачными. У четвертого мимика, пиерида, *Dismorphia crise*, количество чешуек не уменьшилось, но стало совсем крошечным, в то время как в пятом случае *развивается ночная* *Hyelasia heliconoides*. *Произошло то же самое, что и у Castnia*, но количество чешуек также уменьшилось. Таким образом, у каждого из имитаторов изменения, произошедшие в чешуе, совершенно различны, но они вызывают один и тот же эффект - стеклянную прозрачность крыльев, от которой зависит сходство с моделью: следовательно, то, что мы имеем перед собой, - это не сходство вариаций, а только видимость сходства во внешних чертах.

Перед лицом таких фактов не может быть и речи о часто повторяемом возражении, что сходство модели и копии зависит от сходства внешних воздействий на виды, обитающие на одной и той же широте, даже если это уже не было в достаточной степени опровергнуто частым ограничением мимикрии женскими особями. И то, что имитация должна быть простым делом случая, опровергается даже тем единственным фактом, что модель и копия всегда живут в одном и том же районе, и что имитатор добросовестно следует местным разновидностям модели. Интересный пример этого дает *Elymnias undularis*, уже упомянутый, поскольку в данном случае самка (Pl. II, рис. 23) имитирует коричнево-желтый *Danaïs plexippus* (Pl. II, рис. 22), но не везде, где *встречается E. undularis*, а только на Цейлоне и в Британской Индии. В Бирме, где распространена другая данаида, *D. hegesippus*, она имитирует ее; а в Малакке она вообще не копирует данаиду, но напоминает самца своего собственного вида, который в Индии сильно отличается от него, поскольку там самка имитирует одну из голубых радужных рыбок (Pl. III, рис. 24). Следовательно, это не может быть вопросом "случайности", и нам пришлось бы отказаться от всех попыток научной интерпретации, если бы мы не были готовы принять теорию естественного отбора. Даже вмешательство целенаправленной Силы вряд ли может серьезно рассматриваться в данном случае, даже теми, кто склонен к такой точке зрения, поскольку *постепенное* приближение к модели, которое является само собой разумеющимся в процессе эволюции, могло

показаться недостойным трюком, предназначенным для того, чтобы сбить человечество с пути в его стремлении к знанию, если обратиться к благожелательному разуму Создателя. С другой стороны, это постепенное усиление сходства, которое становится очевидным, когда мы сравниваем несколько миметических видов — этот переход, шаг за шагом, от самки к самцу — и многие другие факты указывают на действие природных сил в соответствии с законом, и, если где-либо в живой природе можно обнаружить сложный процесс саморегуляции, он, безусловно, лежит перед нами здесь, более ясный и менее открытый для возражений, чем почти где-либо еще. Однако я не хочу сказать, что мы можем проверить это статистически в деталях, как того требовали фанатичные противники естественного отбора. Прямое тестирование естественного отбора, как уже было показано, нигде невозможно: мы никогда не сможем точно оценить, насколько велико преимущество, которое вид, нуждающийся в защите, получает от небольшого увеличения сходства с иммунной моделью; и я, например, не знаю, как мы могли бы даже определенно доказать, что определенный вид нуждается в большей степени защиты, чем он имел ранее, чтобы обеспечить свое упорство в борьбе. Было бы необходимо знать общее количество особей, живущих на определенной территории на протяжении многих поколений. Если бы оказалось, что число особей неуклонно сокращается, мы были бы вправе заключить, что этот вид не обладал достаточной способностью к выживанию и поэтому нуждался в более эффективной защите. Но мы не можем собрать такие точные данные ни для одного вида, живущего в естественных условиях, хотя часто можем приблизительно сказать, что численность того или иного вида постепенно сокращается. Однако даже это мы обычно можем сделать только в случаях, на которые прямо или косвенно влияет вмешательство Человека в природу и в которых вымирание вида происходит так быстро, что не остается времени для медленного противодействующего воздействия естественного отбора. Позже мы увидим, что таким образом многие виды были уничтожены даже в исторические времена.

Я только что говорил о "необходимости защиты", и у меня есть несколько замечаний по этому поводу. Ошибочно полагать, что каждый "редкий" вид, то есть вид, представленный небольшим количеством особей, уже находится в процессе исчезновения. Выживание вида определяется не абсолютным числом особей, а тем фактом, что их численность остается неизменной. Столь же ошибочно полагать, что улучшение условий существования какого-либо вида путем естественного отбора возможно только тогда, когда его выживаемость уже находится под угрозой; то есть когда число особей ("нормальное число") неуклонно уменьшается. Напротив, сущность естественного отбора состоит в том, что каждая возникающая благоприятная вариация, *при прочих равных условиях*, сохраняется и становится общим достоянием вида, совершенно независимо от того, является ли это улучшение абсолютно необходимым для его сохранения или нет. В последнем случае он просто станет более распространенным видом, а не редким; и каждый вид, так сказать, стремится стать обычным и широко распространенным, поскольку каждая выгодная вариация, которая только может быть получена, накапливается и становится общим достоянием вида. Но это имеет свои пределы не только в конституции и строении каждого вида, но и во внешних условиях его жизни. Если вид бабочки на стадии гусеницы ограничить одним редким видом растения, то его нормальная численность будет и должна оставаться небольшой. Но если в нем возникнет изменение пищевого инстинкта, при котором станет доступным второе, и это может быть более обычное растение, тогда нормальная численность вида возрастет, и, возможно, первоначальная численность особей увеличится более чем вдвое. Однако ни в коем случае не обязательно предполагать, что этот вид ранее находился в процессе упадка; напротив, его нормальная численность могла оставаться совершенно постоянной.

Итак, в случае с миметическими бабочками нам не нужно предполагать, что все они ранее нуждались в защите в том смысле, что они вымерли бы, если бы не приобрели сходство с иммунным видом. Мы действительно можем заключить, на других основаниях, что именно более редкие виды увеличили численность своих особей благодаря миметической защите, и при этом они, безусловно, в то же время увеличили свои шансы на выживание как вида. У более распространенных видов миметическое сходство с видами, невкусность которых делала их невосприимчивыми, не могло развиваться, поскольку это было бы невыгодно не только для модели, но и для самого имитирующего вида, в то время как у видов, менее богатых особями, такое сходство обязательно имело бы защитное значение, независимо от того, находился ли вид под угрозой исчезновения или нет. Процесс отбора, должно быть, начался просто потому, что миметические особи выживали чаще, чем другие, и миметическое сходство, должно быть, продолжало увеличиваться до тех пор, пока это увеличение приносило с собой более эффективную защиту. Следовательно, утверждение о том, что вид, существование которого находилось под угрозой, полностью вымер бы, учитывая медлительность процесса отбора, прежде чем он смог бы приобрести эффективную защиту, имитируя иммунный вид, является ошибочным возражением. Это ложное предположение — широко распространенная, туманная идея о том, что процесс естественного отбора может начаться только тогда, когда существование вида окажется под угрозой. Напротив, каждый вид использует любую возможность улучшения; и возможно любое улучшение, для которого вариация доставляет необходимый материал. Увеличение прибыльных вариаций вытекает как необходимость из более частого выживания наиболее приспособленных особей, и это "более частое выживание" будет не только относительным, из-за того факта, что более приспособленные особи будут менее истреблены, оно также будет абсолютным, потому что выживет больше особей вида, чем раньше. Примером этого может служить *Papilio merope*; на Мадагаскаре он сейчас летает, лишь слегка отличаясь от первоначальной формы, var. *мерионы*. Таким образом, здесь вид сохраняется без помощи миметической защиты. Мы не знаем, кроется ли причина этого в отсутствии иммунной модели, или в отсутствии подходящих миметических вариантов, или в других условиях; но мы знаем, что без мимикрии вид выстоит против своих врагов. Но если бы в Абиссинии у самки этой бабочки были обнаружены вариации, которые сделали бы ее в какой-либо степени похожей на неприятного *Danias chrysippus*, эти миметические варианты были бы менее уничтожены, чем исходная форма самки, и, следовательно, приобрели бы устойчивость и постепенно увеличивали как миметическое сходство, так и количество особей. Но является ли это какой-либо причиной того, что первоначальная форма самки должна уменьшаться в численности? Само по себе, конечно, нет; численность красных самок-миметиков могла увеличиваться, не вызывая какого-либо уменьшения желтых, поскольку красные никоим образом не конфликтуют с желтыми, и мы не должны думать, что количество особей настолько фиксировано для каждого вида, что оно не может увеличиваться. Напротив, оно должно увеличиться, как только условия существования будут постоянно улучшаться, и это происходит, в данном случае, благодаря миметической защите красной самки. Таким образом, мы можем легко понять, как миметические и немиметические женщины могут жить бок о бок в Абиссинии.

Однако во всей остальной Африке есть только миметические самки *Papilio merope* и ни одного самца такого же цвета; следовательно, эти последние были вытеснены миметической формой, не активно, а благодаря более частому выживанию миметической формы, так что такие, как самец, постепенно становились все реже и, наконец, вымерли, то есть перестали встречаться. Дело не так просто, как кажется, и мы лучше всего поймем это, подумав о диморфизме гусениц наших бражников, который мы обсуждали ранее, при котором зеленая форма взрослой гусеницы защищена менее хорошо, чем коричневая. У многих видов

коричневая форма вытеснила зеленую, у других коричневая и зеленая встречаются бок о бок, но зеленая встречается реже, а у некоторых видов очень редко. Это следует рассматривать как простой результат того обстоятельства, что более высокий процент зеленых гусениц, чем коричневых, становится жертвами врагов, и, таким образом, в течение поколений зеленая форма становится медленно, но неуклонно более редкой. Это будет иметь место, даже если новая и лучшая адаптация увеличит количество особей ("нормальное количество") в виде, поскольку это увеличение всегда должно быть ограниченным, даже если оно очень велико, что вряд ли вероятно в данном случае. Ибо нормальное число определяется не смертностью на одном этапе, а смертностью на всех этапах жизни, вместе взятых. Таким образом, нормальная численность всегда сохраняется, несмотря на улучшенные условия существования вида, и, исходя из этого предположения, форма в менее благоприятных условиях не может надолго удержаться наравне с формой в лучших условиях, а должна постепенно исчезнуть. Таким образом, мы можем понять, что примитивная форма самки *Papilio merops* может сохраняться даже в течение длительного времени бок о бок с миметической формой в определенных местообитаниях. Вероятно, не случайно, что это произошло именно в Абиссинии, поскольку в этом регионе самка— миметик все еще хвостатая, то есть она еще не достигла наивысшей степени сходства со своей иммунной моделью. Во всей остальной Африке процесс трансформации самки уже достиг своей высшей точки, и на восточном и западном побережьях, а также в Южной Африке примитивная форма вида в настоящее время представлена только самцом.

Постепенное вымирание менее благоприятно обусловленных форм вида - это закон, который с логической необходимостью вытекает из сущности процесса отбора, но его реальность может быть выведена из самих явлений. От этого зависит, по крайней мере в том, что касается адаптации, трансформация видов.

Прекрасный пример вытеснения менее благоприятной формы вида более благоприятной представляет бабочка из Северной Америки, две женские формы которой давно известны, хотя причина их диморфизма не была понята. У желтой бабочки, *Papilio turnus*, похожей на нашу ласточкинхвостку, желтые самки встречаются на севере и востоке Соединенных Штатов, а черные - на юге и западе. Было много предположений относительно того, в чем могла заключаться причина этого поразительного явления, и какое-то время считалось, что это различие было напрямую связано с влиянием климата, а позже черная форма самки рассматривалась как защитная окраска из-за предполагаемого большего преследования птицами на юге, поскольку самку было бы труднее распознать, если бы она была темного цвета, и, таким образом, была бы лучше защищена. Это последнее объяснение вряд ли можно считать удовлетворительным, поскольку черная бабочка в полете была бы очень легко замечена зоркими птицами; более того, на светлом фоне ее было бы даже легче разглядеть, чем светлую.

С тех пор, как мы получили более точные сведения об иммунных видах *Papilio*, этот случай стал для нас ясен. Ибо на тех участках местности, где обитает черная самка *Papilio turnus*, встречается другой *папилио*, черный обоего пола, *папилио филенор*, и это один из тех видов, которые защищены своим неприятным вкусом и запахом. Таким образом, здесь мы имеем случай мимикрии, самка *Papilio turnus* подражает иммунному *Papilio philenor* и тем самым обеспечивает себе защиту; но поскольку иммунная модель встречается только в южной половине распространения *Papilio turnus*, произошло довольно резкое разделение двух форм самок; черная миметическая форма, будучи наиболее приспособленной, полностью вытеснила примитивную желтую форму из области, населенной *Papilio philenor*, в то время как черная миметическая форма является наиболее приспособленной. за пределами этой

области, к северу и западу, преобладает только желтая форма. Обширные и тщательные исследования Эдвардса показали, что эти две формы встречаются вместе только в очень узкой переходной области.

Таким образом, мы видим, что факты, где бы мы их ни тщательно изучали, согласуются с теорией. Конечно, мы можем проникнуть в теорию отбора лишь на определенную глубину, и мы все еще далеки от понимания фундаментальных причин этих явлений. Действительно, наше понимание должно тем временем остановиться перед причинами вариаций и их накоплением, но до этого момента теория дает нам ясность и раскрывает причинную связь явлений самым прекрасным образом. Хотя мы еще не понимаем, как южноамериканская самка *Papilio turnus* смогла произвести преимущественный черный цвет, мы понимаем, почему черная вариация, когда она действительно имела место, должна увеличиваться и усиливаться, пока она не вытеснит желтую форму из области иммунной модели, и мы можем в общих чертах отнести весь сложный феномен мимикрии к их непосредственным причинам.

Это верно также для других явлений, которые не имели отношения к созданию теории, поскольку внимание было направлено на них лишь позже, и это верно даже для некоторых, которые, на первый взгляд, кажутся полностью противоречащими теории. К этому классу относится, например, явление, при котором иммунные виды нередко имитируют друг друга, как это было впервые замечено среди геликониидоподобных бабочек Южной Америки. В четырех различных семействах, *Danaidae*, *Neotropidae*, *Heliconiidae* и *Acræidae*, есть виды, распространенные на одной территории, которые похожи друг на друга своей заметной окраской и отметинами, а также своеобразной формой крыльев. После того, что было сказано, можно было бы склониться к тому, чтобы рассматривать один из этих видов как неприятную модель, а другие - как приятные имитаторы, но все они неприятны на вкус и не употребляются в пищу птицами. Загадка этого очевидного противоречия была решена Фрицем Мюллером[4], который указал, что отвращение к несъедобным бабочкам не является врожденным у птиц, а должно быть приобретено. Каждая молодая птица должна на собственном опыте узнать, какая жертва полезна для употребления в пищу, а какая вредна. Если бы каждый несъедобный вид имел свою особую и отличительную окраску, значительное число особей каждого вида становилось бы жертвами экспериментов молодых птиц в каждом поколении, ибо бабочка, которую однажды клюнула или сжала клювом птица, обречена на смерть. Но если два несъедобных вида, похожих друг на друга, обитают в одной и той же местности, они будут рассматриваться птицами как один и тот же, а если пять или более несъедобных видов похожи друг на друга, то все пять будут иметь одинаковый внешний вид для птицы, и ей не потребуется повторять на четырех других тот опыт невкусности, который она получила от одного. Таким образом, в общей сложности пять видов будут истреблены молодыми птицами не более сильно, чем каждый из них был бы, если бы это произошло по отдельности; такое же количество жертв эксперимента, которые необходимы каждый год при воспитании молодых птиц, будет, когда все пять видов будут выглядеть одинаково, распределено между всем "кольцом мимикрии", как мы могли бы сказать. Преимущество сходства, таким образом, очевидно, и мы можем понять, почему среди таких несъедобных видов должен развиваться процесс отбора, который должен приводить к тому, что их легко принимают друг за друга; мы можем понять, почему по соседству с домом Фрица Мюллера, Блюменау, в провинции Санта-Катарина на юге Бразилии, данаиды, виды *Lycorea*; геликонииды, *Heliconius eucrate* и *Eueides isabella*; и неотропины, *Mechanitis lysimnia* и виды *Melinae* должны иметь одинаковую окраску, коричневую, черную и желтую, с одинаковым рисунком на крыльях одинаковой формы. Совпадение в деталях ни в коем случае не является совершенным, но его можно заметить во всех частях Южной Америки, населенных видами этих родов, и те же различия, которые

отличают, например, два вида *Heliconius*, летающих в двух разных регионах, также отличают два вида *Eueides* и два вида *Mechanitis*. В Гондурасе мы находим ту же взаимозащитную компанию несъедобных родов, что и в Санта-Катарине, но представленную другими видами, которые все отличаются от видов в Санта-Катарине теми же признаками, как, например, то, что у них две вместо одной бледно-желтых поперечных полос на передних крыльях. Это следующие виды: *Lycorea attergatis*, *Heliconius telchinia*, *Eueides dynastes*, *Mechanitis doryssus* и *Melinae imitata*[5]. В окрестностях Баии это кольцо мимикрии состоит из следующих видов: *Heliconius eucrate*, *Lycorea halia*, *Mechanitis lysimnia* и *Melinae ethra*, как показано на [фото. II](#), рис. 12, iv, и в таком обществе взаимной гарантии всегда есть тот или иной съедобный вид в качестве имитатора. Чем крупнее миметическая страховая компания, тем меньше вреда могут причинить ей мимики. В приведенном случае это две уже известные нам пиериды, которые довольно хорошо приняли облик геликониид, а именно, *Dismorphia astynome* ([Pl. II](#), фиг. 18 и 19) и *Perhybris pyrrha* ([Pl. II](#), рис. 16 и 17). У последних из них самец на верхней поверхности все еще имеет вид одной из наших обычных садовых белокрылок, в то время как самка окрашена вполне как *Heliconiidae*, но без потери формы белых крыльев. Чем крупнее компания-имитатор, тем большей будет защита, предоставляемая ее приятным на вкус имитаторам, поскольку они будут реже использоваться в качестве эксперимента. Конечно, очевидно, что при таком виде мимикрии — то есть при подражании неприятному и отвергнутому виду в целях защиты — в качестве общего постулата предполагается, что съедобные мимики составляют значительное меньшинство, как показал Дарвин; ибо, если бы это было иначе, их враги вскоре обнаружили бы, что среди явно неприятных видов есть и такие, которые приятны на вкус. Здесь факты также подтверждают теорию, хотя исключения легко представить, и, похоже, они действительно происходят.

[4] Космос, том v, 1881, стр. 260 и далее.

[5] Согласно отчету Поултона в *Nature* от 6 июля 1889 г. "Сайкс, естественный отбор у чешуекрылых", пер. с англ. Манчестерский микроскоп. Соч. 1897, стр. 54.



ТАБЛИЧКА I



РИС

1. Папилио меропе, мужчина, Африка.
2. Тот же вид, одна форма миметической самки.
3. *Danais chrysippus*, Африка, иммунная модель рис. 2.
4. *Papilio merope*, вторая форма миметической самки, S. Africa.
5. *Amauris niavius*, S. Africa, иммунная модель рис. 4.
6. *Papilio merope*, третья форма миметической самки, S. Africa.
7. *Amauris echeria*, S. Africa, иммунная модель рис. 6.
8. *Danais erippus*, иммунная модель рис. 9, Центральная Северная Америка.
9. *Limenitis archippus*, Центральная Северная Америка, имитирует вышеупомянутый вид.
10. *Danais erippus*, (a) ГУСЕНИЦА, (b) КУКОЛКА.
11. *Limenitis archippus*, (a) ГУСЕНИЦА, (b) КУКОЛКА.

Клицевой панели I

Эта сравнительная редкость характерна для подражателей *Heliconiidae* и их большого круга мимикрии, состоящего из малопривлекательных видов, и носит очень общий характер. Так, например, существует серия привлекательных на вкус имитаций прекрасного синего *Euplœæ* из индо-малайского региона (PL. III, фиг. 25 и 27), но каждый из этих имитаторов редок по сравнению с хозяевами *blue unpalatable company*, поскольку эти невосприимчивые бабочки также встречаются у многих видов, все они похожи на *Euplœæ midamus* или *binotata* (PL. II, рис. 1 и 3); и то же самое относится к имитациям индо-малайских данаид. Существует великое множество видов *данайцев*, все они напоминают *Danais vulgaris* (PL. III, рис. 20), которые, когда встречаются вместе, образуют несъедобное кольцо, и этому кольцу подражает целый ряд съедобных видов, каждый из которых сравнительно редок. И существует не менее шести видов *Papilio*, которые напоминают этих данаид до такой степени, что их легко принять за данаид, в то время как другой редкий *Papilio* эффективно копирует переливы голубого *Euplœæ* — окраска настолько необычная для рода, что вид получил название *Papilio paradoxus*.

Но даже у отдельных видов бабочек, невосприимчивых из-за невкусности, обычно имеется большое количество особей. Таким образом, *Danais chrysippus*, который распространен по всей Африке, является очень распространенной бабочкой везде, где она вообще может жить; а в Северной Америке, в стране, где есть только два широко распространенных вида *данайцев*, они часто встречаются в огромных количествах. Красивый крупный *данаец эриппус* Крамер (PL. I, рис. 8), распространен почти по всей Америке и во многих местах не только часто встречается, но и встречается большими стаями. Обычно они населяют широкие, открытые участки западных прерий Соединенных Штатов, но когда дуют сильные ветры, как это бывает там особенно в сентябре, насекомые собираются вместе в небольших лесистых местечках прерии, и тогда они покрывают деревья невероятно большими скоплениями, часто так густо, что листья полностью скрыты, и деревья выглядят коричневыми, а не зелеными. Миллионы бабочек собираются в такие стаи, которые наблюдались во многих частях Соединенных Штатов, даже совсем на Востоке, в Нью-Джерси и других местах.

Учитывая это необычайное обилие иммунных видов, неудивительно, что его аппетитная копия, *Limenitis archippus* (Pl. I, рис. 9), также должен быть широко распространен в Северной Америке, и во многих местах он не редок, а даже обилен. Огромное большинство *Danaus erippus* будет защищать вид, который так сильно на него похож, хотя он и не редок. Любые сомнения относительно того, что это случай мимикрии, исчезают перед лицом того факта, что во Флориде летает второй очень похожий, но гораздо более темно-коричневый североамериканский *данайский*, и что там его сопровождает столь же темная разновидность *Limenitis archippus* (*L. eros*).

Чтобы доказать правильность гипотезы о реальном процессе отбора, которую мы предполагаем в нашей интерпретации мимикрии, я имею в виду предположение, что маскировка вида, ищущего защиты, действительно вводит в заблуждение врага и, таким образом, действительно обеспечивает защиту, мне достаточно привести свидетельство проникательного и опытного энтомолога, который сам был обманут этим. Зейтц[6], которому мы обязаны многими ценными биологическими наблюдениями за бабочками, рассказывает, что, когда он собирал бабочек в окрестностях города Баия, его окружали стаи *катопсили*, похожих на нашу лимонную бабочку, особенно обыкновенных *Catopsilia argante*, но он не обратил на них внимания, поскольку "уже собрал их столько, сколько хотел". Только когда он увидел пару *в связке*, он поймал их в свой сачок. Но, к своему крайнему удивлению, он обнаружил, что поймал не *катопсилию*, а бабочку семейства Nymphalidae, одну из тех *аней*, многочисленные виды которых распространены по Южной Америке. Эти *аней* сверху темные или красиво яркие, но с нижней стороны окрашены в цвет листьев, и одна из них носит название *Anæa opalina*, потому что она довольно прозрачная и бледная, с опалоподобным блеском. Пленник был почти родственником этого вида. Зейтц был так сильно удивлен открытием, что самец, быстро отделившись от самки, ускользнул от него, и он смог разобрать только, что "улетая, он расправил темные крылья, которые, безусловно, имели мало сходства с крыльями бабочки—лимонницы". В надежде заполучить побольше этой редкой добычи, он охотился только на *Catopsilia argante*, однако не заполучив еще один желанный экземпляр - он больше не поймал *Anæa*, что показывает, что и в этом случае миметический вид был намного лучше. более редкий.

[6] Приводя это наблюдение Зейтца, я не имею в виду утверждать, что существует истинная мимикрия между *Anæa opalina* или родственными ей видами в Баии и *катопсией*, хотя я считаю это чрезвычайно вероятным из-за выраженного диморфизма между самцом и самкой в сочетании с очень поразительным сходством самки с *катопсией*. Этот пример был приведен только для того, чтобы показать, насколько обманчивым может быть такое сходство. Чтобы с уверенностью утверждать, что это случай мимикрии, нам необходимо знать, что *катопсия* обладает иммунитетом, а на этот счет у нас пока нет никакой информации.



ТАБЛИЧКА II



НА РИС.

12-15

ПРЕДСТАВЛЕНО "КОЛЬЦО МИМИКРИИ",
СОСТОЯЩЕЕ ИЗ ЧЕТЫРЕХ ИММУННЫХ
ВИДОВ, ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К ТРЕМ РАЗНЫМ
СЕМЕЙСТВАМ И ЧЕТЫРЕМ
РАЗНЫМ РОДАМ.

12.

Heliconius eucrate, Баия.

13.

Lycorea halia, Баия.

14.

Mechanitis lysimnia, Баия.

15.

Melinae ethra, Баия.

16, 17.

Perhybris pyrrha, самец и самка, S. American
'Белые' (Пиерида). Самка имитирует
иммунную
геликонииду, в то время как у самца видны
только признаки
миметической окраски нижней поверхности.

18, 19.

Dismorphia Astynome, самец и самка, также
принадлежащие
к семейству "Белых" и имитирующие
иммунные
геликонииды; белое пятно на заднем крыле
самца - это все, что осталось от
первоначальной "белой"
окраски.

20.

Elymnias phegea, Западная Африка, из
семейства *Satyrides*,
имитирует вышеупомянутый вид.

21.

Acraea gea, иммунный вид W. African.

22.

Данаис генутия, невосприимчивая данаида с
Цейлона.

23.

Plymnias undularis, самка, один из
подражателей, изображенных на рис. 22.
Самец, который совсем другой, изображен
на
табличке III (рис. 24).

К лицевой панели II

Таким образом, мы видим, что потребность бабочек в защите оказывает большое влияние на их внешний вид, особенно в том, что касается их окраса и маркировки. Во-первых, потому, что видимые поверхности покоящегося насекомого часто окрашены в сочувственный цвет, а также потому, что существуют многочисленные виды, даже целые семейства, которые содержат тошнотворные, возможно, даже фактически ядовитые соки, и они подверглись двойному процессу отбора, направленному на усиление тошнотворности и в то же время на приобретение как можно более заметной одежды. Таким образом, вся поверхность этих

бабочек стала ярко окрашенной и часто — как у многих тропических ночных чешуекрылых, летающих днем, Agaristidae, Euschemidae и Glaucopidae — довольно ослепительно яркой. Таким образом, мы понимаем поразительную или, по крайней мере, легко узнаваемую окраску геликонид, эвплид, данаид и акрид. Наконец, невкусные виды влияют на многие другие съедобные виды, поскольку последние стремятся походить на иммунные виды; и насколько значительными могут быть вызванные таким образом вариации и трансформации цвета, показывают белые виды рода *Perhybris* (Pl. II, фиг. 16 и 17) и *архонии*, в которых самец полностью или частично сохранил примитивную одежду Белых, и в которых, бок о бок с полностью миметическими видами, встречаются другие виды, в которых оба пола демонстрируют неизмененную одежду Белых. Такие случаи решительно опровергают часто высказываемое мнение о том, что миметические виды с самого начала должны были иметь большое сходство с моделью; они скорее показывают, что очень большие отклонения в форме, но особенно в цвете, были вызваны исключительно необходимостью миметической адаптации и что они происходили лишь медленно и шаг за шагом, как ясно показывают различные степени сходства с моделью у разных видов одного и того же рода.

Чешуекрылые ни в коем случае не единственные насекомые, проявляющие феномен мимикрии, и насекомые не единственные животные, у которых это происходит; и неприятный вкус и запах — не единственные защитные признаки; есть много других, как, например, у насекомых твердость хитиновой кутикулы.

Один из самых красивых примеров мимикрии был обнаружен Герстекером, но не в свободной природе, а в энтомологической коллекции в Берлине. Там он обнаружил рядом с зеленым металлическим жуком-долгоносиком, одним из видов Pachyrhynchidae с Филиппин, двух других насекомых с таким же металлическим блеском и очень похожей формой тела. Их поместили рядом с долгоносиком в качестве дубликатов, но более тщательное наблюдение показало, что это были изящные гриллиды, которые так обманчиво имитировали жестких жуков, что даже опытный глаз энтомолога был введен ими в заблуждение. Позже было показано, что эти гриллиды обитают на Филиппинах рядом с долгоносиками и даже на одних листьях с ними, и что жуки защищены от нападений птиц и других врагов необычайной твердостью своей кутикулы. Этот случай особенно примечателен, потому что в целом гриллиды не имеют металлического отблеска, а форма тела, должно быть, была значительно изменена, чтобы сделать их похожими на жуков. Обычно широкая голова гриллид в данном случае более узкая, обычно плоские покровы крыльев изогнуты и имеют грушевидную форму, а ноги стали совсем как у жуков. Безопасность, которой пользуется долгоносик, должна быть очень совершенной, поскольку ему подражают три других вида жуков на Филиппинах.

Животных также можно защитить от нападения, владея опасным оружием. К этому классу относятся насекомые с ядовитыми жадами, такие как пчелы, осы и муравьи, а в некоторой степени также мухи-ихневмоны. Поэтому мы не можем удивляться, что эти ужасные виды находят подражателей. В данном случае не так уж важно, чтобы копия была более редкой, чем модель, поскольку удастся избежать всего, что выглядит как опасное насекомое, поскольку тщательное изучение в этом случае сопряжено с опасностью. Итак, мы обнаруживаем, что шершням, осам и пчелам часто подражают другие насекомые, жуки, мухи и бабочки; и они должны обладать определенным преимуществом, даже если сходство носит лишь общий характер. Многие длиннорогие, посещающие цветы, в черно-желтую полоску, как у осы, так же как и у многих мух, таких как вид *Syrphus*, и так далее. Длиннорогий *Necydalis major* имеет сильное сходство с крупной мухой-ихневмоном; у него такое же

вытянутое тело, такие же выпуклости на бедре и берцовой кости, изогнутые усики, глянцево-коричневый цвет, а надкрыльевые перепонки довольно короткие, оставляющие крылья свободными, так что обман очень полный.

Пчелам тоже иногда так хорошо подражают, что их с трудом отличишь от их подражателей, не только в полете, но и при посещении цветов. Лучшим и наиболее распространенным подражателем нашей медоносной пчелы является совершенно безвредная муха того же размера и цвета - трутень (*Eristalis tenax*). Их часто можно увидеть вместе на одном и том же цветущем кустарнике, как, например, осенью на японской гречихе в наших садах (*Polygonum sieboldii*), обе они усердно ищут мед. Однажды я заметил мальчика, который ловил мух сачком, чтобы посадить их в тюрьму, но пчела сильно ужалила его в палец. Он немедленно прекратил погоню и отказался от мух, осознав опасность замешательства. Таким образом, животные-враги *эристалиса* часто предпочитают оставить его в покое, а не подвергать риску быть ужаленным.



ТАБЛИЧКА III



РИС.

- | | |
|-----|--|
| 24. | <i>Elymnias undularis</i> , самец вида, у которого самка-миметик изображена на рис. 23. |
| 25. | <i>Euploea binotata</i> , иммунный индийский вид, имитируемый |
| 26. | <i>Elymnias leucocyma</i> , самец, у которого |
| 27. | <i>Euploea midamus</i> . |
| 28. | САМКА ДОВОЛЬНО БЛИЗКО ИМИТИРУЕТ |
| 29. | <i>Danaus vulgaris</i> , иммунную индийскую данаиду. |
| 30. | <i>Elymnias lais</i> , имитирует вышеупомянутые виды, но только на верхней поверхности. Нижняя поверхность сохраняет первоначальную защитную окраску, представляющую собой гниющий лист. |
| 31. | <i>Tenaris bioculatus</i> , из региона Папуа. |
| 32. | <i>Elymnias agondas</i> , имитирует вышеупомянутый вид из той же местности. |

К лицевой панели III

Существует еще одна связь между двумя видами, которая может быть вызвана мимикрией, а именно паразитизмом, когда, например, так называемые пчелы-кукушки и паразитические смирные пчелы обманчиво напоминают по цвету, расположению волос и форме тела виды, в гнезда которых они тайком приносят свои яйца, чтобы вырастить их за счет рассматриваемой пчелы или смирной пчелы. Точно так же среди многочисленных паразитов муравьиных гнезд есть такие, которые копируют самих муравьев и таким образом защищают себя от назойливости, хотя и пожирают муравьиные яйца и куколок. Так, среди хозяев южноамериканских муравьев-погонщиков (*Eciton praedator*) живет хищный жук семейства Staphylinidae, получивший название *Мимецитон*, потому что он напоминает муравья формой и характером внешней поверхности, хотя и не цветом, что объясняется тем фактом, что у этого муравья нет сложных глаз, и поэтому он почти слеп или, во всяком случае, не различает цвета.

Я никогда бы не подошел к концу, если бы попытался изложить огромное количество наблюдений, доступных в настоящее время в отношении мимикрии. Но к этому, по крайней мере, можно добавить, что отдельные случаи мимикрии были обнаружены даже среди позвоночных. Так, по словам Уоллеса, красно-черная полосатая ядовитая коралловая змея Южной Америки (*Elaps*) наиболее реалистично имитируется неядовитой змеей (*Erythrolampis*) из того же региона. Среди птиц Уоллес приводит несколько случаев, которые можно рассматривать как мимикрию, но ни один из них не известен среди млекопитающих, что неудивительно, если учесть, насколько меньше особей у видов, живущих вместе на одной территории, и насколько менее вероятно, что два вида изначально должны быть

настолько близки друг к другу по размеру, повадкам и форме, что процесс естественного отбора мог бы привести к обманчивой степени сходства. Без сомнения, условия для мимикрии особенно благоприятны именно среди насекомых, отчасти из-за огромного количества видов, которые живут вместе и имеют взаимоотношения на одной территории, даже в наших широтах и в гораздо большей степени в тропиках, а также из-за их обычно большой плодовитости и быстрого размножения, оба из которых являются факторами, благоприятствующими началу и продолжению процессов естественного отбора. Кроме того, мы должны принимать во внимание множество врагов, которые полностью или в значительной степени зависят от насекомых в качестве пищи, и уничтожать их в огромных количествах, уничтожая обратно пропорционально совершенству их адаптации. Наконец, существует чрезвычайная восприимчивость многих насекомых к травмам. Это делает очень желательным, чтобы у них была некоторая маскировка, достаточная для защиты даже от первой попытки нападения, поскольку это во многих случаях может оказаться фатальным.

ЛЕКЦИЯ VI

ЗАЩИТНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ У РАСТЕНИЙ

Защита от крупных животных—Яды—Эфирные масла—Колючки и шипы—Острые и жалящие-волоски—Войлочные волоски—Расположение шипов: крушина—Кустарник трагаканта—Кустарник приганы—Альпийские кустарники—Защита от мелких врагов—Химические вещества—Механические средства защиты—Рафиды—Заключение.

Мы видели, сколькими различными способами животные способны приспосабливаться к условиям жизни, как в защитных, так и в агрессивных целях; как они приближаются по своему цвету к цвету окружающей среды, гармонируя с ней; как они копируют безжизненные предметы или части растений, листья или веточки или даже имитируют по форме и окраске других животных, которые каким-то образом защищены. Когда мы принимаем во внимание, что гораздо большее число видов находят защиту в той или иной степени благодаря своей окраске, а часто и своей форме, и когда в то же время мы вспоминаем, насколько различна эта окраска у почти родственных видов и даже внутри одного и того же вида (диморфизм), мы едва ли можем избежать впечатления, что формы жизни сделаны из пластичного материала, который, подобно глине скульптора, можно по желанию придать почти любой желаемой форме.

Это впечатление подтверждается, когда мы обращаем наше внимание на растения и рассматриваем различные способы, которыми они способны защитить себя от нападений животных.

То, что растения нуждаются в некоторой защите, достаточно очевидно, поскольку их листья и другие зеленые части содержат много питательных веществ, и только от них зависит пропитание бесконечной армии животных, больших и малых. Действительно, существование животных полностью зависит от появления растений, поскольку плотоядные и сапрофитные животные могли возникнуть только после того, как уже существовали вегетарианские формы. Но если бы зеленые части растений были оставлены беззащитными на милость множества травоядных животных, прошло бы совсем немного времени, прежде чем они были бы

истреблены с лица земли, поскольку животные безжалостно пожирали бы все, что находится в пределах их досягаемости, и, поскольку их увеличение зависит не только от степени истребления, но также от их плодовитости и от скорости размножения, их численность продолжала бы увеличиваться за счет чрезмерного количества пищи, пока растения, от которых они зависели, сами не были бы съедены.

Когда мы исследуем способы, с помощью которых растения избегают такой участи, мы поражаемся бесконечному разнообразию используемых приспособлений.

Давайте прежде всего рассмотрим угрозу для растений, исходящую от более крупных травоядных животных, от слонов и крупного рогатого скота до зайца и косули; мы обнаруживаем, что многие растения защищены ядами, которые вырабатываются в соке их стеблей, листьев, корней и плодов. К сочной белладонне с красивыми листьями (*Atropa belladonna*) никогда не прикасаются косули, олени или другие травоядные животные, и то же самое относится к терновнику (*Datura stramonium*), белене (*Hyoscyamus niger*), болиголову пятнистому (*Conium maculatum*), датчанину из наших лесов (*Sambucus ebulus*) и многим другим; все они содержат яд. Подобно невкусным бабочкам, эти невкусные растения также снабжены предупреждающим признаком их нежелательности, а именно неприятным запахом, ощущаемым даже человеком, который отпугивает животных от прикосновения к ним. Развитие этого в результате естественного отбора не представляет особой трудности.

Но, как ни странно, существует немало ядовитых растений, у которых мы, по крайней мере, не в состоянии обнаружить ни одного подобного предупреждающего знака. Среди них голубой аконит (*Aconitum*), морозник черный (*Helleborus niger*), луговой шафран (безвременник осенний), виды горечавки, молочая (молочай) и другие. Однако олени, косули, серны, зайцы и сурки избегают их, и наш крупный рогатый скот, лошади и овцы также обычно оставляют их нетронутыми. Однако было сообщено о случае из долины реки Аур на нижнем Рейне, который, по-видимому, противоречит этому. На каменистых, поросших травой склонах долины в большом изобилии растет ядовитая морозник (*Helleborus viridis*), и овцы того региона, которые привыкли пастись на склонах, избегали этих растений. Но в долину было завезено несколько овец из другой части, и они съели морозник, в результате чего многие умерли. Таким образом, если бы эти ядовитые растения были снабжены предупреждающим знаком, таким как неприятный запах, не ощутимый нами, мы должны были бы предположить, что у импортированных овец обоняние было менее острым, чем у других, что не является невозможным для домашних животных. Если такого предупреждающего знака не было, то, должно быть, это был не инстинкт, а продолжающаяся традиция, которая не позволяла местным овцам прикасаться к несъедобным растениям.

Более наивная интерпретация природы, чем в наши дни, рассматривала бы ароматные эфирные масла, вырабатываемые в семенах многих растений, таких как фенхель, тмин и другие зонтичные растения, как особенность, предназначенную для использования человеком. Но эти эфирные вещества, очевидно, являются средством защиты от хищничества птиц, питающихся семенами, поскольку воробей, которому позволили съесть три или четыре семени тмина, очень скоро после этого умер.

Многие растения производят горькие вещества в своих зеленых частях и таким образом обеспечивают по крайней мере некоторую защиту, как в случае с большинством мхов, папоротников и видов *Plantago* и *Linaria*. Другие, опять же, откладывают кремниевую кислоту в своих клеточных стенках или вдобавок развивают очень толстый эпидермис, так что в лучшем случае они получают неприятную пищу, например, многие травы, хвощ,

рододендрон и чернику. Другие, опять же (*Alchemilla vulgaris*), имеют чашевидные листья, которые долго удерживают дождь и росу, и это защищает их от пасущихся животных, которые не желают прикасаться к мокрой траве и растениям.

Особенно широко распространена и разнообразна защита растений острыми шипами. Чрезвычайно интересно отметить, сколькими различными и выгодными способами размещается эта арматура.

Сразу бросается в глаза тот факт, что шипы появляются только на тех частях тела, которые естественным образом подвержены атакам. Таким образом, мы находим их особенно сильными у молодых растений и на нижних частях старых. У падуба, например, зубчатые, шиповатые листья только на высоте, которой могут достичь пасущиеся животные; за пределами этого листья гладкие и бесхребетные, как у камелии. Почти то же самое происходит с некоторыми дикими грушевыми деревьями, которые полностью покрыты шипами до тех пор, пока они невысокие, но впоследствии отрастают крону без шипов.

Подобным же образом низкие кустарники, если они вообще вооружены шипами или чем-то подобным, покрыты ими повсюду, подобно розовому кусту.

Когда листья растения остистые, колючки располагаются на тех частях, которые обычно поражаются; и, таким образом, мы понимаем, почему огромные плавающие листья *Victoria regia* должны иметь на нижней поверхности длинные заостренные колючки, которые, особенно по загнутому краю, достигают длины нескольких дюймов; опасность им угрожает от водных животных — водяных улиток.

Шипы развиваются самыми разнообразными способами. У многих кустарников на побережье Средиземного моря совсем отсутствуют настоящие листья, зеленые ветви и сучья сами по себе являются ассимилирующими частями, и они такие жесткие, так напоминают своего рода колючки, что их достаточно, чтобы отпугнуть любое жадное травоядное животное. Среди наших кустарников в качестве примера этого сорта можно привести ракитник (*Spartium scoparium*).

В других случаях колючки встречаются на самих листьях, но способ их расположения весьма разнообразен. У многих тропических растений, таких как юкка и алоэ, кончик длинного листа в форме язычка превращается в корешок, и это имеет место у многих наших местных трав. Кернер фон Марилаун отмечает, что в Южных Альпах две такие травы, *Festuca alpestris* и *Nardus stricta*, часто встречаются в определенных местностях, и они так сильно колют морды крупного рогатого скота, что тот возвращается с пастбища истекающим кровью. Это препятствует полному использованию этих альпийских троп, поэтому травы, насколько это возможно, уничтожаются человеком и, что довольно любопытно, также и самим скотом, поскольку они хватают траву у основания пучка зубами, вырывают ее и оставляют падать, так что она засыхает. Кернер видел тысячи таких кусков дерна, вырванных скотом, которые лежали высушенными и выбеленными солнцем на некоторых альпийских пастбищах в тирольском Штубайтале.

Опять же, у многих растений весь край листа превращается в колючую стенку, которая может быть расширена за счет углублений и лопастных выступов, как у падуба и, в гораздо большей степени, у чертополоха (*Carduus*), у *Eryngium*, у *Acanthus* и у многих пасленовых. Часто также на краю листа имеются зазубренные крючки, которые работают подобно пиле; или край листа, хотя и без шипов, может стать острым из-за отложений кремниевой кислоты, как у

осоки, острые края которой перемещаются туда-сюда во рту жвачных животных и таким образом повреждают слизистую оболочку. Следует также упомянуть о крючковидных щетинках инжирного кактуса (*Opuntia*), которые, хотя и небольшие, в изобилии усеяны колючками, поскольку они в большом количестве окружают бутоны этих растений и наиболее эффективно защищают их от поедания животными (рис. 19).

К этой категории также принадлежат короткие колючие щетинки растений с грубыми листьями, которые покрывают все растение как бы слоем острых иголок; из них мы можем упомянуть гадючий язык (*Echium vulgare*), окопник (*Symphytum officinale*) и огуречник (*Borago officinalis*).

Очень хорошо известны жгучие волоски *Urticaceae*, длинные волоски (рис. 20) с эластичным основанием, но со стеклянными, ломкими, округлыми головками, которые обламываются при легчайшем прикосновении, после чего острый кончик сломанного волоска проникает под кожу существа, которое его коснулось, и ядовитое содержимое волоска попадает в рану. Даже наша большая жгучая крапива (*Urtica dioica*) может вызывать сильное раздражение и вызывать "крапивную сыпь" на коже человека, названную в ее честь; но есть много тропических видов крапивы, например, *Urtica stimulata* на Яве и другие, которые оказывают действие, подобное действию змеиного яда, и вызывают столбнячные спазмы, и так далее. В дополнение к муравьиной кислоте эти волосы содержат неопределенную закваску, так называемый Фермент. Едва ли нужно говорить, что эти жгучие волоски, должно быть, оказывают гораздо более сильное воздействие на слизистую оболочку рта пасущихся животных, чем на кожу человека, и что поэтому они являются превосходной защитой для растений. На самом деле мы никогда не обнаруживаем, что наши грядки с крапивой объедены, и даже осел, который свободно ест чертополох, отворачивается от жгучей крапивы. Но даже эти колючие волоски, как и все другие защитные приспособления, не обеспечивают абсолютной защиты. Гусеницы нескольких наших дневных бабочек питаются исключительно жгучей крапивой, они поедают листья, жгучие волоски и все остальное. Так обстоит дело с пятью видами рода *Vanessa*, а именно: *Vanessa io*, "павлином", *Vanessa urticae*, маленькой черепахой, *Vanessa prorsa*, *Vanessa C. album*, *C. butterfly*, и *Vanessa atalanta*, адмиралом.



Рис. 19. Колючие щетинки *Opuntia raifinesquii*; увеличенные.

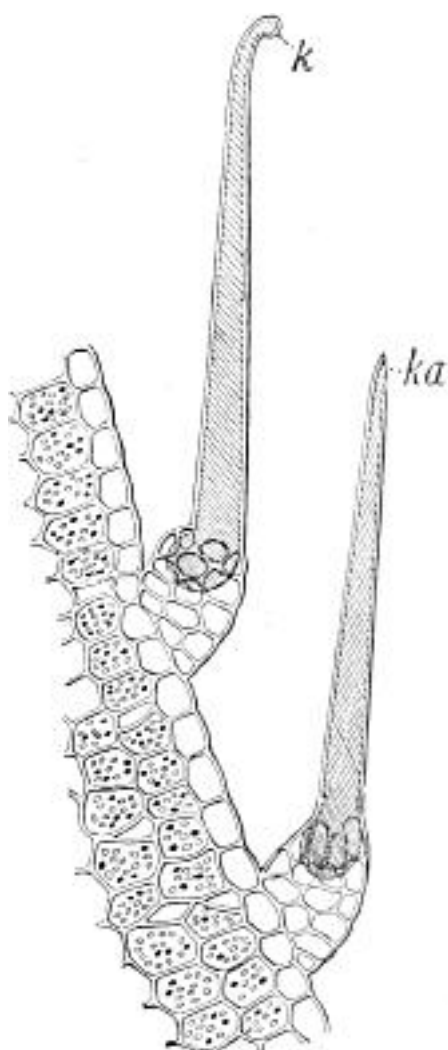


Рис. 20. Вертикальный разрез кусочка листа крапивы двудомной (*Urtica dioica*) с двумя жгучими волосками; увеличено в 85 раз; адаптировано Кернером и Хаберландтом.

Все мы знакомы с коровяком (*Verbascum*), этими красивыми цветоносами с толстыми, мягкими войлочными листьями, которые растут на каменистой или песчаной почве. Какими бы безобидными они ни выглядели, животные очень не любят их в пищу, так как толстый мохнатый войлок, покрывающий их, распадается во рту и застревает в складках слизистой оболочки, вызывая ощущение жжения и другой дискомфорт. Поэтому пасущиеся животные тоже щадят их, но у них есть враги поменьше, такие как гусеницы рода *Cucullia*, которые, однако, никогда не уничтожают их полностью, а только выедают большие отверстия в их листьях.

Давайте теперь рассмотрим несколько подробнее настоящие шипы, наиболее заметную защиту многих растений. Очень примечательно, что они всегда размещаются таким образом и регулируются по их длине и характеру, чтобы обеспечить защиту наиболее важных и наиболее подверженных воздействию частей растения. Таким образом, многие кустарники, которые в противном случае подверглись бы опасности быть полностью съеденными скотом, покрыты жесткими шипами, которые представляют собой не что иное, как заостренные, жесткие веточки без листвы или с очень небольшим количеством листьев. Среди них терн, крушина (*рамнус*), облепиха (*Гиппофея*) и барбарис (*Berberis*). У последнего три шипа возникают группой и защищают молодой бутон от опасности в трех направлениях (рис. 21).

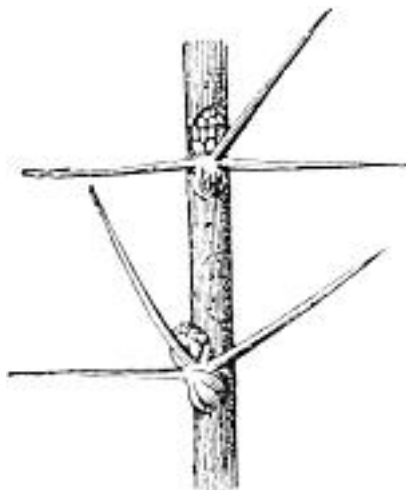


Рис. 21. Кусочек веточки барбариса (*Berberis vulgaris*) весной; после Кернера.

Тропические мимозы с тонкими листьями имеют похожие, но очень длинные и острые шипы, а их листья подвижны и чувствительны, так что при прикосновении к ним они закрываются и прячутся за валом жестких шипов, которые как раз такой длины, чтобы защитить их.

У многих колючих кустарников только молодые побеги каждой весны остаются зелеными в течение лета, а осенью они превращаются в шипы, под защитой которых будут развиваться побеги следующей весны. Иногда также черешки листьев в течение лета видоизменяются в шипы, как у трагаканта (*Astragalus tragacantha*). В этом случае молодые листья защищены кольцом шипов, состоящим из прошлогодних черешков, которые не опали (рис. 22, А, Б, С).

Мне пришлось бы долго продолжать свое изложение, даже если бы я ограничил внимание существенными фактами; поэтому мы вспомним только хорошо известное явление кактусов, у которых листья полностью превращаются в колючки, которые могут достигать восьми сантиметров в длину, в то время как мясистый стебель представляет собой только зелень, то есть ассимилирующие части растения. Виды кактусов - почти единственные растения, произрастающие на каменистых, твердых и жарких плато Мексики, и они защищены от пересыхания толщиной своего эпидермиса. Но, какой бы заманчивой ни была пища, обещанная сочным стеблем, животные редко отваживаются приблизиться к ним, и только когда их мучает жажда, лошади и ослы время от времени сбивают копытами шипы и таким образом добиваются до мягких тканей, богатых водой. Однако из-за этой попытки, как указал Александр фон Гумбольдт, они часто страдают, поскольку острые шипы могут вонзиться в копыто. В любом случае, кактусы эффективно защищены от опасности истребления пасущимися животными.

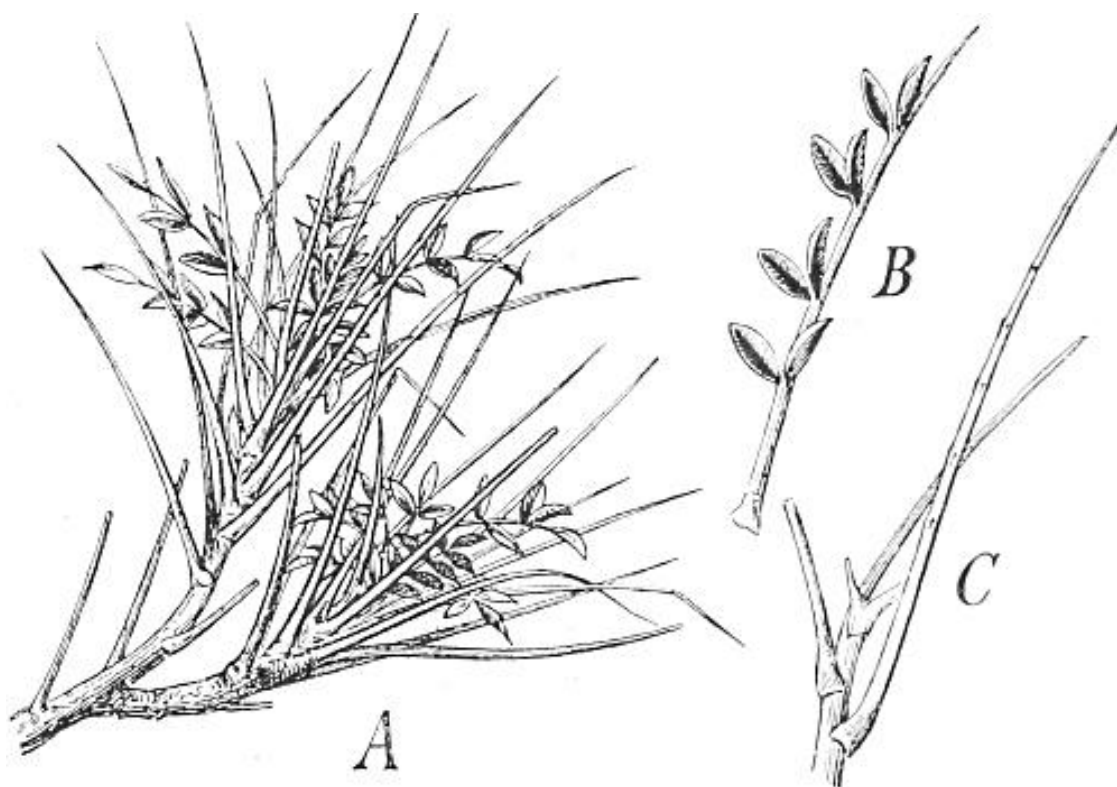


Рис. 22. Трагакант (*Astragalus tragacantha*). А, два весенних побега. В, одиночный лист, с которого отвалились три самых верхних листочка. С, средняя жилка листа, с которой опали все листочки. По Кернеру.

Каждому, несомненно, должно броситься в глаза, что многие районы, особенно засушливые, жаркие и каменистые, заметно богаты колючими растениями, и часто предполагалось, что образование колючек должно быть прямым результатом этих особых условий жизни; более того, жесткая, колючая форма многих из этих растений даже рассматривалась как защита от пересыхания. Этому, однако, противоречат все те колючие растения, которые, подобно кактусам, обладают тканями, чрезвычайно богатыми соком, и у которых пересыханию препятствуют не шипы, а толстый эпидермис. Единственное удовлетворительное объяснение - это то, которое дается в терминах естественного отбора. В таких жарких и в то же время сухих регионах рост растений часто очень скудный, а корма, доступного для пасущихся животных, по крайней мере временами, очень мало; по этой причине, если растения хотят там вообще выжить, они должны быть вооружены самыми совершенными средствами защиты, какие только возможны, от нападений голодных и измученных жаждой животных. Борьба за существование по отношению к таким врагам гораздо более сурова, чем в более пышных регионах, и защита с помощью шипов была развита до максимально возможной степени совершенства; виды, которые были неспособны развить эту защиту, полностью вымерли. Отсюда кактусы Мексики и множество колючих кустарников жаркого, а летом иссушенного каменистого побережья Средиземного моря в Испании, на Корсике, в Африке и других странах. Этот так называемый "Приганный кустарник" охватывает ряд видов, ближайшие родственники которых в нашем климате не имеют колючек, как, например, *Genista hispanica*, *Onobrychis cornuta*, *Sonchus cervicornus*, *Euphorbia spinosa*, *Stachys spinosae* другие.

Почему на богатых и хорошо поливаемых альпийских пастбищах растет так мало колючих растений? Вероятно, потому, что там произрастает богатая и пышная растительность, которая никогда не может быть полностью уничтожена выпасом животных, так что отдельный

вид, отрастив шипы, не получил бы никакого преимущества в плане увеличения способности к существованию.

Но эти альпийские пастбища хорошо иллюстрируют, насколько велико может быть преимущество, которое защитные приспособления дают тому или иному виду. К большому неудовольствию пастухов, которые стараются искоренить их, насколько это возможно, огромные заросли рододендронов часто покрывают целые участки, потому что их твердые кремнистые листья нельзя есть, и многие другие растения, которые скот презирает, процветают и разрастаются на пастбищах, такие как отвратительно горькая крупная *горечавка асклепиадея*, вонючий *Aposeris foetidai* различные папоротники неприятного вкуса.

Преимущество, получаемое растениями от обладания каким-либо защитным приспособлением от пасущихся животных, пожалуй, лучше всего видно на примере "кустарника", который на каждой Альпийской горке находится в непосредственной близости от хижины пастуха. Там, где ежедневно собирается скот и где почва постоянно обильно удобряется им, мы всегда находим большое, буйно растущее общество ядовитого аконита, горького гусиного лапчатки (*Chenopodium bonus henricus*), жгучей крапивы, чертополоха (*Cirsium spinosissimum*), дурно пахнущего *ампулексаи* некоторых других несъедобных видов, в то время как съедобные травы постепенно истребляются скотом, который ежедневно собирается вокруг дома. хижины (Кернер).

Подводя итог. Мы видели, что у растений существует необычайное разнообразие защитных приспособлений, которые предохраняют их от истребления более крупными травоядными животными.

Поскольку все полезные приспособления, или, как мы говорим, все приспособления, поддаются интерпретации в терминах процесса отбора, мы должны отнести это огромное множество самых разнообразных защитных приспособлений к естественному отбору; и снова, как и среди животных, у нас создается впечатление, что организм в определенной степени действительно способен производить все вариации, необходимые для его поддержания. Буквально говоря, это было бы неверно, но в любом случае количество адаптаций, возможных для каждой формы жизни, должно быть огромным, действительно настолько большим, что в конечном итоге каждый вид обеспечивает себе защиту тем или иным способом и в той или иной степени, будь то путем выработки внутри себя яда или тошнотворного вещества, или путем окружения себя шипами. И если в определенном смысле "случайность" заключается в том, выбрало ли растение тот или иной метод защиты, в соответствии с тем, что его врожденная конституция благоприятствовала выработке одного, а не какого-либо другого, то все же было бы нелегко доказать, даже в случае чисто химических средств защиты, что они имели бы одинаковое распределение и концентрацию в качестве необходимого результата метаболизма растения, даже если бы они не были полезными и, следовательно, не были усилены отбором. Но в случае с механическими средствами защиты этот способ объяснения терпит такую же неудачу, как и способ прямого воздействия условий жизни. Почему у падуба должны быть шиповатые листья снизу и гладкие сверху, никогда нельзя вывести из строения вида.

В то время как защитные приспособления растений против более крупных травоядных всегда указывают на естественный отбор, наше понимание приспособляемости растений и в то же время силы естественного отбора еще больше укрепит, если мы ненадолго обратим наше внимание на механизмы, которые предотвращают истребление растений низшими и мелкими животными.

Действительно, можно было бы предположить, что уничтожение ими вряд ли могло представлять непосредственную опасность, но если мы подумаем о фитофторозе, или об уничтожении целых лесов гусеницей "белой монахини", или даже об уничтожении нескольких последовательных посадок молодых салатных растений, которые улитки часто вызывают в наших садах, то не подлежит сомнению, что все растения были бы истреблены одними насекомыми и улитками, если бы они не были в какой-то степени защищены от них.

Своим детальным знанием средств, с помощью которых растения защищаются от угрозы со стороны жадных и плодовитых улиток, мы обязаны прекрасным исследованиям Штала, профессора ботаники Йенского университета.

И в этом случае используются как химические, так и механические средства. Незначительное количество дубильной кислоты, содержащейся в листьях клевера, не позволяет многим улиткам употреблять их в пищу, как, например, садовой улитке (*Helix hortensis*). Если листья замочить, чтобы смыть танин, улитка с готовностью примет их в пищу. Это правда, что маленький беловатый полевой слизняк (*Limax agrestis*) не возражает против присутствия танина и поедает свежие листья клевера; действительно, абсолютной защиты не существует. Обсуждая травоядных млекопитающих, я уже упоминал, что многие деревья и кустарники, мхи и папоротники эффективно защищены большим количеством содержащегося в них танина; эта защита эффективна также против улиток, поскольку все эти растения практически не подвергаются их нападениям; и то же самое верно для многих других растений, содержащих танин, видов камнеломки и седума, земляники, многих водных растений, таких как прудовые сорняки (*Potamogeton*), рогатый орех (*Trapa*), кобылий хвост (*Hippuris*). Все эти растения улитки употребляют в пищу только в случае необходимости или в вымытом виде.

У других растений защита достигается с помощью некоторых кислот, особенно щавелевой кислоты, таких как древесный щавель (*Oxalis acetosella*), щавель (румекс) и разновидности бегонии. Когда Шталь смазал ломтики моркови, которая является любимым кормом улиток, слабым (однопроцентным) раствором оксалата калия, улитки отказались от них, и это неудивительно, если вспомнить, что даже внешняя кожа улитки очень чувствительна, а слизистая оболочка рта вряд ли будет менее чувствительной.

Аналогичным образом, многие растения вырабатывают эфирные масла в покрывающих их волосках, как, например, у травы Роберта (*Geranium robertianum*). Даже почти всеядный полевой слизняк (*Limax agrestis*) не прикасается к этому растению, и если его поместить на него, он со всей быстротой избавляется от эфирного масла, которое обжигает его обнаженную кожу, покрываясь слизью и ниточкой опускаясь на землю. Из мяты (*Mentha*) и мяты обыкновенной (*Dictamnus albus*) также производят такие масла.

Среди химических средств защиты следует назвать чистые горькие вещества, такие как горечавка, молочай (*Polygala amara*) и многие другие растения, а также любопытные "масляные тела" печеночников.

Но некоторые растения также защищаются от нападений улиток механическими средствами.

Во-первых, существуют различные виды щетинок, которые препятствуют тому, чтобы улитки ползли вверх по стеблям. Мы никогда не находим окопник (*Symphytum officinale*) на наших лугах съеденным улитками, поскольку он густо покрыт жесткими щетинками, которые наиболее неприятны для улитки, а жгучая крапива (*Urtica dioica*) аналогичным образом

защищена щетинками, в то время как, как мы уже видели, ее жгучие волоски обеспечивают иммунитет от нападений более крупных животных.

И хотя верно, что большинство растений не препятствуют тому, чтобы улитки взбирались по их стеблям, все же они не служат им в значительной степени пищей, поскольку зеленые части часто сопротивляются пережевыванию и перевариванию. Таким образом, известковая корка, которая покрывает камнеломки (*Чара*), не позволяет улиткам поедать их. Если известь растворить с помощью кислот, а затем предложить растения улиткам, они с жадностью съедят их. То же самое верно и в отношении окремнения клеточных стенок, столь широко распространенного среди мхов и трав, и когда это происходит в высокой степени, оно образует эффективную защиту даже от крупных травоядных. Наши слабокремнистые травы безопасны для улиток, и то, что на самом деле именно присутствие кремниевой кислоты удерживает их от желанной пищи, доказано экспериментом Шталя по выращиванию кукурузы в чистой воде и получению растений, бедных кремнеземом. Улитки без церемоний сожрали их.

Из многих других защитных особенностей, затрудняющих поедание растений улитками, я упомяну только так называемые "Рафиды", эти микроскопические кристаллоподобные иглы из оксалата извести, заостренные с обоих концов, которые расположены близко друг к другу в тканях многих растений. Они содержатся в кукушкином перце (*Arum maculatum*), нарциссах, подснежниках (*Leucojum*), кальмарах (*Scilla*) и спарже, и все эти растения улитки щадят, очевидно, потому, что во время пережевывания они подвергаются неприятному воздействию рафидов. Даже прожорливый полевой слизень отвергает их.

Конечно, нельзя сказать, что эти рафиды защищают от всех остальных врагов. Они эффективны против грызунов и жвачных животных, а также против саранчи, но некоторые гусеницы предпочитают именно те растения, которые содержат рафиды. Так, некоторые гусеницы Sphingidae питаются видами *Galium* и *Epilobium*, листьями виноградной лозы и диким бальзаминном (*Impatiens*). Гусеница *Chærocampa elpenor*, которая особенно предпочитает *Vitis* и *Epilobium*, перенесла свою болезнь в наших садах на фуксии, привезенные из Южной Америки; бабочка нередко откладывает яйца на эти растения, и гусеницы охотно их поедают; но в фуксиях могут содержаться и рафиды.

Действительно, мы можем сказать, что почти все дикие фанерогамы в той или иной степени защищены от улиток, и это почти наводит на вопрос: чем же тогда питаться улиткам, если все вокруг таким образом вооружено против них? Но, во-первых, остаются наши культурные растения, которые, подобно садовому салату-латуку (*Lactuca*), совершенно не защищены; и, во-вторых, улитки часто поедают растения только после того, как они вырваны с корнем и лежат гниющими на земле, то есть когда защитный ингредиент растворен дождем; наконец, ни одно средство защиты, как я уже часто говорил, не является абсолютным или эффективным против всех улиток. Многие из них, как называет их Шталь, "специалисты". Так, крупный лесной слизняк питается ядовитыми грибами, которые отвергаются другими улитками, и точно так же есть много других специалистов, которые, однако, вряд ли смогут без посторонней помощи уничтожить растения, к которым они приспособились. Безусловно, существуют и всеядные формы, такие как полевой слизень (*Limax agrestis*), на которого мы так часто ссылались, и *Arion empiricorum*, красный слизень, но только потому, что они поедают так много видов растений, они менее опасны для какого-либо одного вида.

Эти разнообразные приспособления для защиты растений от хищничества улиток служат еще одним доказательством того, что бесчисленные детали в организации растений, как и

животных, должны быть отнесены к естественному отбору, поскольку они не поддаются никакой другой интерпретации. Если бы эти защитные приспособления были обнаружены только у отдельных растений, мы, возможно, могли бы говорить о "случайности"; мы могли бы отнести их к врожденному строению растения, которое сделало необходимым образование щетинок, или горьких веществ, или отложение кремниевой кислоты, и которое "случайно" сделало растения неприятными для определенных улиток. Но поскольку оказывается, что все растения защищены от улиток, одно таким способом, другое таким, это возражение не может быть поддержано. Более того, некоторые из прекрасных экспериментов, проведенных Шталем для доказательства защитного действия этих приспособлений, в то же время показали, что сами по себе они не являются необходимыми для существования растения; например, из кукурузы вырастает растение, вполне способное к жизни, даже если не использовать кремниевую кислоту, и, следовательно, кислота является не элементом, необходимым для ее строения, а средством защиты от прожорливых животных. Самым ярким доказательством этого являются такие растения, как салат-латук (*Lactuca*), которые в диком виде образовывали защитные вещества, но полностью утратили их при выращивании из-за неиспользования, как мы более точно увидим позже. Как глаза животных, живущих в темноте, выродились, так и растения, взятые под защиту человеком, утратили свои естественные средства защиты, потому что в них больше не было необходимости для поддержания вида. Даже защитные горькие вещества (соединения танина) не являются существенными для строения рода *Lactuca*; их образование может быть прекращено без какого-либо иного воздействия на растение. И в данном случае речь идет не об изъятии чего-то, что должно быть воспринято извне, а о неразвитии того, что является чисто продуктом внутреннего метаболизма.

Приспособления растений против улиток поучительны и в другом отношении, а именно в их необычайном разнообразии. Здесь мы снова видим, насколько велика пластичность органических форм и как точно, хотя и многими совершенно разными способами, они приспособляются к условиям своей жизни, в данном случае к слабостям своих алчных врагов, и все для достижения одной и той же цели - безопасности своего существования как вида. В то же время мы видим, что бесчисленные мельчайшие детали в структуре и характере вида, которые могут показаться несущественными, все же могут иметь свое определенное применение — волосы, щетина и рафиды, а также горькие вещества, эфирные масла, кислоты и дубильные соединения. Но мы, конечно, должны провести тщательные и исчерпывающие исследования, подобные исследованиям Шталя, в отношении биологических связей этих особенностей, прежде чем нам станет ясна их полезность.

ЛЕКЦИЯ VII

ПЛОТОЯДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Введение—Пузырчатка или Утрикулярии —Кувшинчатые растения, Непентес-Зубочистка, Латрея—Масляничная трава, Пингвикула—Росянка, Дрозера—Мухоловка—Альдровандия—Выводы.

То, что принцип отбора доминирует, по крайней мере в значительной степени, над всеми структурными признаками растений и формирует их в прямой зависимости от перспектив

большого успеха, которые могут быть предложены при превратностях условий жизни отдельного вида или группы видов, нигде не является более очевидным, чем в случае с так называемыми "насекомоядными" или "плотоядными" растениями. И здесь Чарльз Дарвин снова был первым, ибо, хотя уже давно были известны многие растения, на клейких листьях которых часто ловили и убивали насекомых, никому не приходило в голову рассматривать это как какое-то особое применение растения, не говоря уже о том, чтобы рассматривать особое расположение таких листьев как специально предназначенное для этой цели. Дарвин был первым, кто показал, что существует немалое количество растений — сейчас мы знаем около 500, — которые получают только часть своего питательного материала обычным методом ассимиляции и получают другую, меньшую часть, растворяя и используя животную протоплазму, особенно азотистую мышечную субстанцию. Правильность этой интерпретации сначала оспаривалась, но Дарвин показал, что кусочки мышц или любого азотистого органического вещества действительно растворялись соответствующими частями растения и впоследствии поглощались. Следовательно, больше не может быть сомнений в том, что замечательные приспособления, с помощью которых растения удерживают животных — в определенном смысле ловят и убивают их, — возникли в связи с этой конкретной целью; или, выражаясь менее метафорично, что существующие структурные и функциональные особенности растения, которые заставляли животных удерживаться, были полезны для питания растения и, следовательно, были дополнены и усовершенствованы естественным отбором. То, что это было возможно, очевидно из числа насекомоядных растений, которые сейчас обитают на земле, и что эти процессы отбора протекали совершенно независимо друг от друга, и даже то, что они начались с разных частей растения, доказывается разнообразием условий, возникающих у растений нескольких различных семейств. Некоторые из них я хотел бы обсудить более подробно.

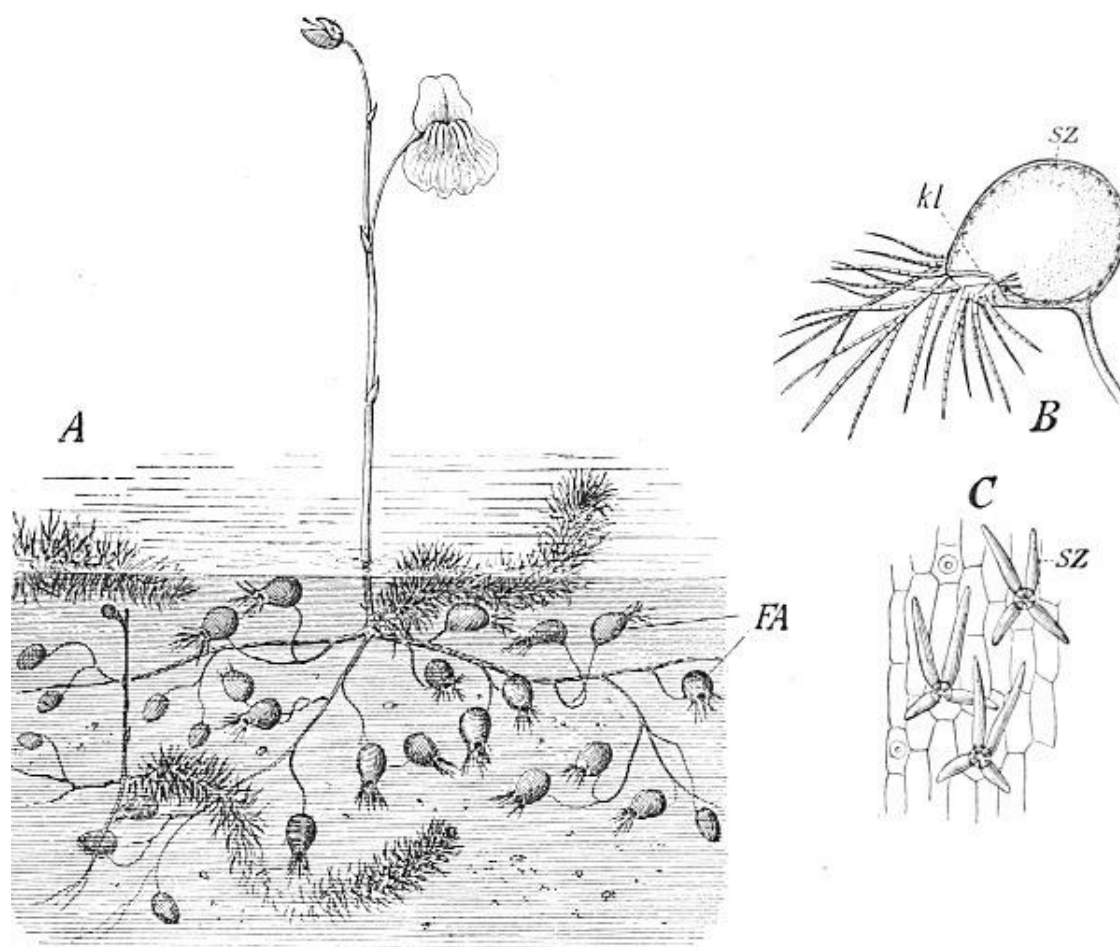


Рис. 23. *Utricularia grafiانا*, по Кернеру. А, растение в своем естественном положении, плавающее в воде. FA, ловушки. В, ловушка, увеличенная в четыре раза. sz, сосательные клетки. кл, клапан, который закрывает вход в ловушку. С, сосательные клетки на внутренней стенке ловушки увеличены в 250 раз.

На болотах европейских стран, а также в более теплых землях часто встречаются пузырчатые черви, или утрикулярии (рис. 23) — плавающие водные растения без корней, с горизонтально расположенными, вытянутыми, похожими на усики побегами, частично густо покрытыми завитками тонких игольчатых листьев, частично с редкими листьями довольно своеобразной структуры. Это полые пузыри на ножках (рис. 23 А, FA) с довольно узким входом на вершине, который у более крупных животных закрыт выступающими щетинообразными волосками (В). Мелкие животные, такие как водяные блохи (*дафнии*), виды *циклопов* остракоды, могут заплывать между щетинками, и тогда они вступают в контакт с клапаном, который легко открывается внутрь (В, кл) и позволяет им проникать внутрь ловушки. Оказавшись внутри, они становятся пленниками, поскольку клапан не открывается наружу; поэтому они вскоре погибают и разлагаются, а затем поглощаются специальными поглощающими клетками (В, С, sz) и используются в качестве питания для растений. Таким образом, утрикулярии ловят множество мелких ракообразных и личинок насекомых, которые проскальзывают в их ловушки, предположительно для маскировки.

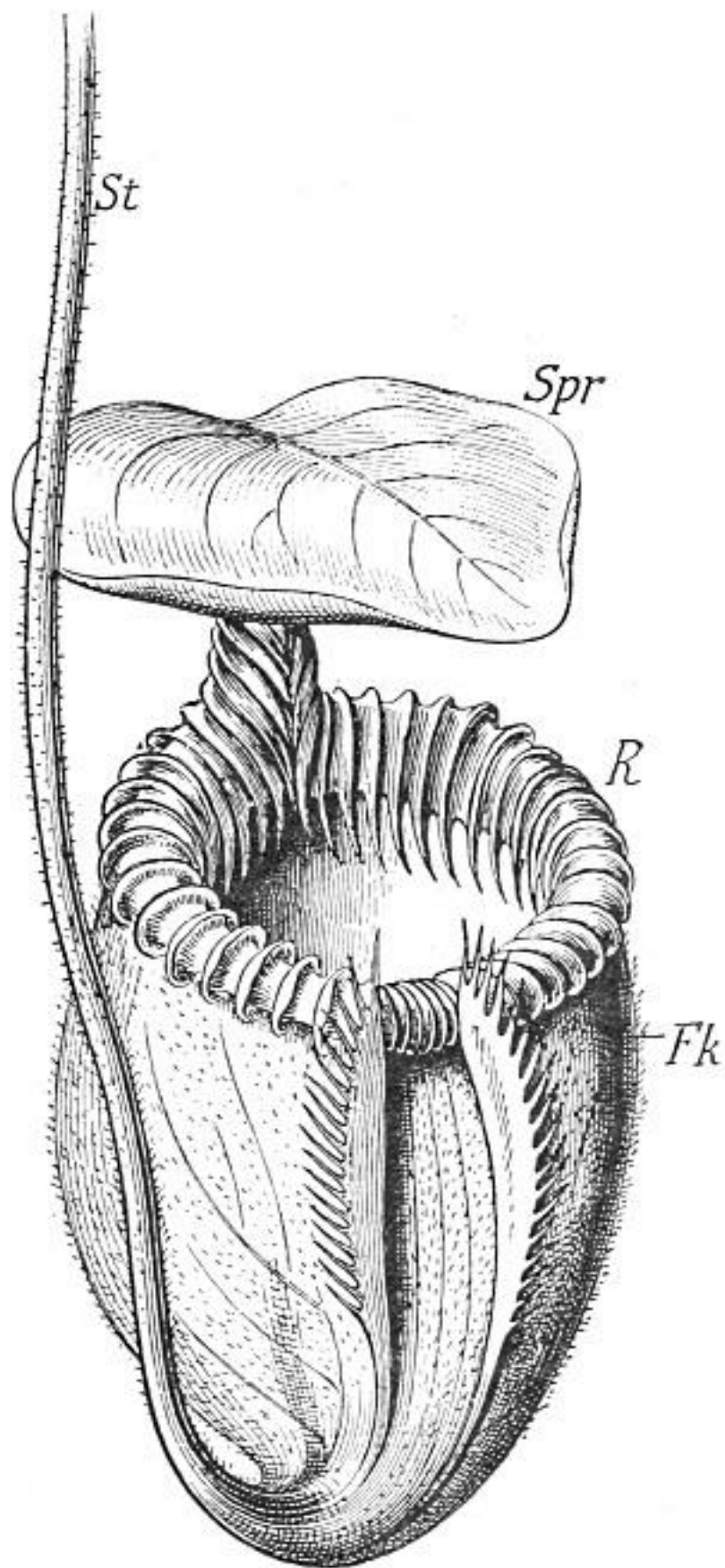


Рис. 24. Кувшин с *Непентес виллоза*, в честь Кернера. *St*, черенок листа. *Spr*, его вершина. *Fk*, питчер. *R*, край усеян загнутыми шипами.

Другой пример - болотные растения рода *Nepenthes*, некоторые виды которых живут как альпинисты на окраинах тропических лесов, взбираясь на деревья и опуская свои длинные тонкие усики вниз, часто над прудами и стоячими лужами, где изобилуют стаи мелких летающих насекомых. Эти растения разработали чрезвычайно замечательные приспособления для ловли насекомых и использования их в пищу (рис. 24). Длинные черешки (*St*) их листьев (*Spr*) сначала загибаются книзу, затем они внезапно резко поворачиваются вверх, и перевернутая часть видоизменяется в структуру, похожую на кувшин, на дне которого собирается жидкость, кислая на вкус, содержащая пепсин и, следовательно, пищеварительную жидкость. Азотистые вещества, такие как мякоть, растворяются в этой жидкости, а насекомые, которые попадают в кувшин с края, погибают и растворяются. Существует много видов *непентеса*, но не все они обладают структурой ловушки в одинаковом совершенстве, так что мы можем в некоторой степени проследить ход его эволюции, от широкого стебля-листа, несколько загнутого по краям, до чудесного закрытого кувшина, показанного *Непентесом виллозой* (рис. 24) с Борнео. У этого вида кувшинки достигают пятидесяти сантиметров в длину и красиво окрашены, напоминая в этом отношении, а также по своей форме похожие на трубки цветы тропических аристолохий. Когда мы перейдем к обсуждению происхождения цветов, мы увидим, что яркая, бросающаяся в глаза окраска обладает очень важным значением для привлечения насекомых; и в случае с кувшинным растением также великолепный цвет, вероятно, привлекает насекомых садиться на край кувшина, и у них возникает соблазн задержаться подольше, поскольку он выделяет мед. Но толстый, вздутый край кувшина такой гладкий, как будто он сделан из полированного воска, и напоминает лепестки тех великолепных крупных орхидей, Стенхопе; внутренняя поверхность кувшина ниже края тоже гладкая, так что насекомые, которые ползают в поисках меда, склонны поскользнуться и упасть на дно. Даже если многие из них не погибнут сразу от пищеварительной жидкости, а смогут снова взобраться по гладкой стенке, они не смогут убежать, потому что под раздутым краем, выступающим внутрь, находится круг из крепких щетинок или зубов с направленными вниз остриями, которые, подобно шипам, препятствуют побегу пленника. Таким образом, кувшины *Непентеса* удерживают и переваривают большое количество насекомых, и мы можем легко понять, что таким образом растение получает значительное количество ценного питания, поскольку готовая протоплазма является удобной пищей, к которой растению нужно приложить совсем немного усилий, чтобы преобразовать ее в свой особый вид живой материи.

Здесь также следует кратко упомянуть зубочистку (*Lathraea squamaria*), потому что она ловит насекомых не через воздух или воду, а через землю. Как хорошо известно, это растение паразитирует на корнях различных лиственных деревьев. Оно бледно-желтоватого цвета и не имеет зеленых ассимилирующих частей. Для такого растения особая ценность должна заключаться в том, чтобы иметь возможность ловить животных и использовать их в пищу. С этой целью короткие бледные листья, окружающие ползучий подземный стебель в виде плотно прижатых чешуек, были модифицированы в силки для мелких животных. Верхние части листьев загнуты книзу, а края срослись, так что у основания осталось лишь небольшое отверстие, которое ведет в систему туннелей. Тля, коловратки, медвежатники, но особенно подуриды (*Podurids*) заползают в эти полые листья, прочно удерживаются липким секретом, растворяются и всасываются.

Другим примером, также местным, является изящное болотное растение маслята (*Pinguicula vulgaris*), широкие язычковидные листья которого, расположенные в форме розетки, были переделаны в ловушку для насекомых за счет загнутых вверх краев, в то время как середина углублена в продольную бороздку (рис. 25). Вся верхняя поверхность листа покрыта

огромным количеством маленьких грибовидных железок (*B*, *C*, *Dr*), которые выделяют вязкую слизь. Насекомые, которые садятся на лист, быстро прилипают, и по мере того, как железы продолжают выделять все больше и больше слизи, в то время как края листа, стимулируемые борьбой насекомого, загибаются еще больше, жертвы тонут в слизи и в конце концов поглощаются; ибо эта секреция настолько сильна, что даже фрагменты хряща растворяются ею за сорок восемь часов. Мошки и поденки, в частности, становятся жертвами этого растения, которое распространено в болотистых местах как в горах, так и на равнинах.

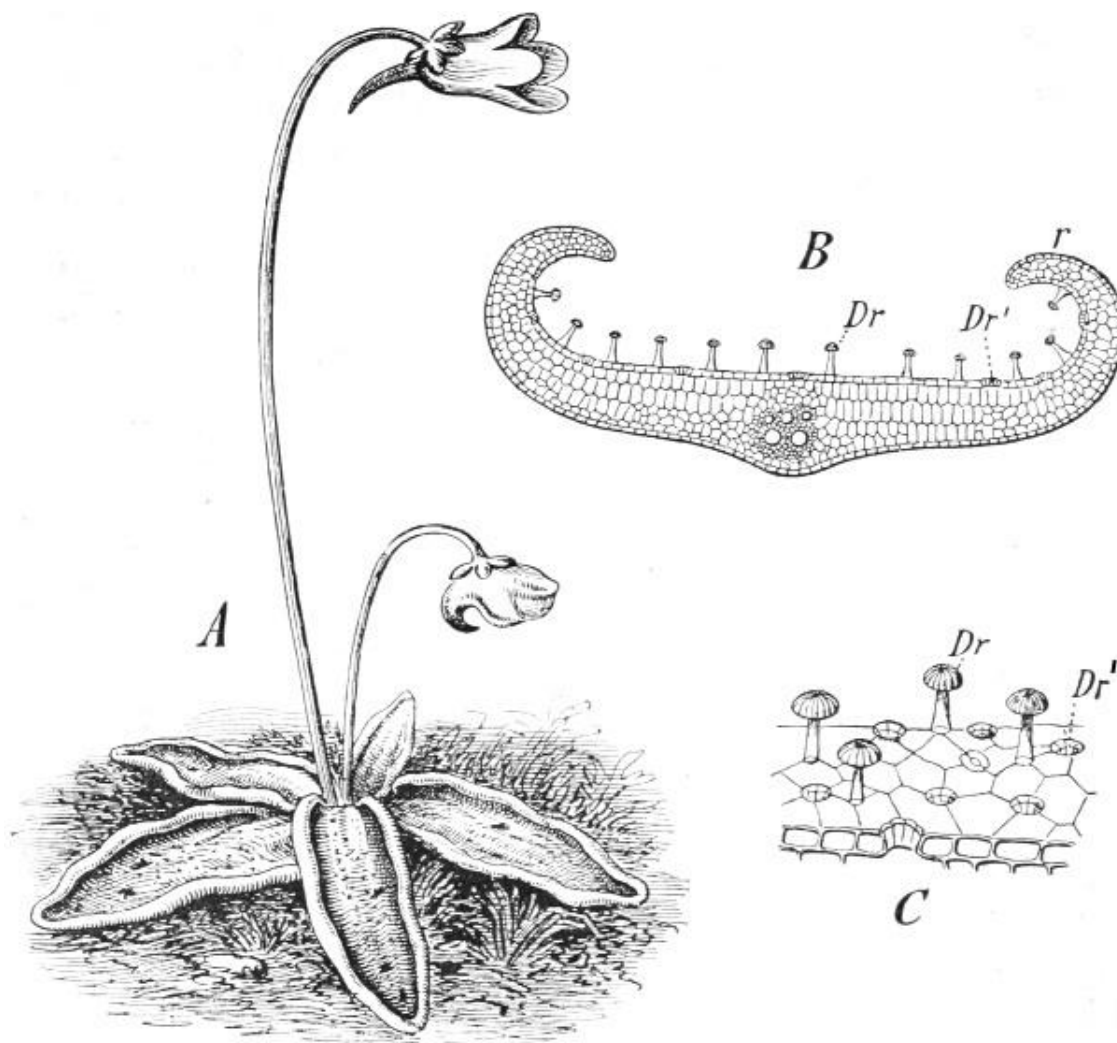


Рис. 25. Масленник обыкновенный (*Pinguicula vulgaris*). *A*, все растение целиком, с загнутыми краями листьев и некоторыми насекомыми, пойманными выделениями. *B*, поперечный разрез листа, увеличенный в 50 раз. *r*, граница. *Dr*, *Dr¹* - два вида желез. *C*, часть поверхности листа, увеличенная в 180 раз.

Мы должны также упомянуть росянку (*Drosera rotundifolia*), которая получила свое название из-за кажущихся капель росы, которые сверкают на солнце на листьях, или, скорее, на округлых концах длинных и довольно толстых ресничкообразных волосков, покрывающих всю верхнюю поверхность листа. На самом деле видимые капли росы состоят из липкой, прозрачной, вязкой слизи, которая выделяется железистыми концами булавкообразных волосков или "щупалец". Насекомые, которые поселяются на листе, попадают в слизь, и в этом случае также выделяется кислая жидкость, содержащая пепсин, которая постепенно влияет на переваривание растворимых частей насекомого. Особенно примечательно, что в его переваривании и поглощении принимают участие не только те щупальца, которые соприкасаются с насекомым, ибо все остальные постепенно меняют свое положение с того

момента, как любое азотистое тело, будь то кусочек плоти или насекомое, касается любого из них. Все они начинают медленно изгибаться к стимулирующему объекту (рис. 27), так что через один-три часа все щупальца поворачивают к нему головы и коллективно изливают на него свой пищеварительный сок.

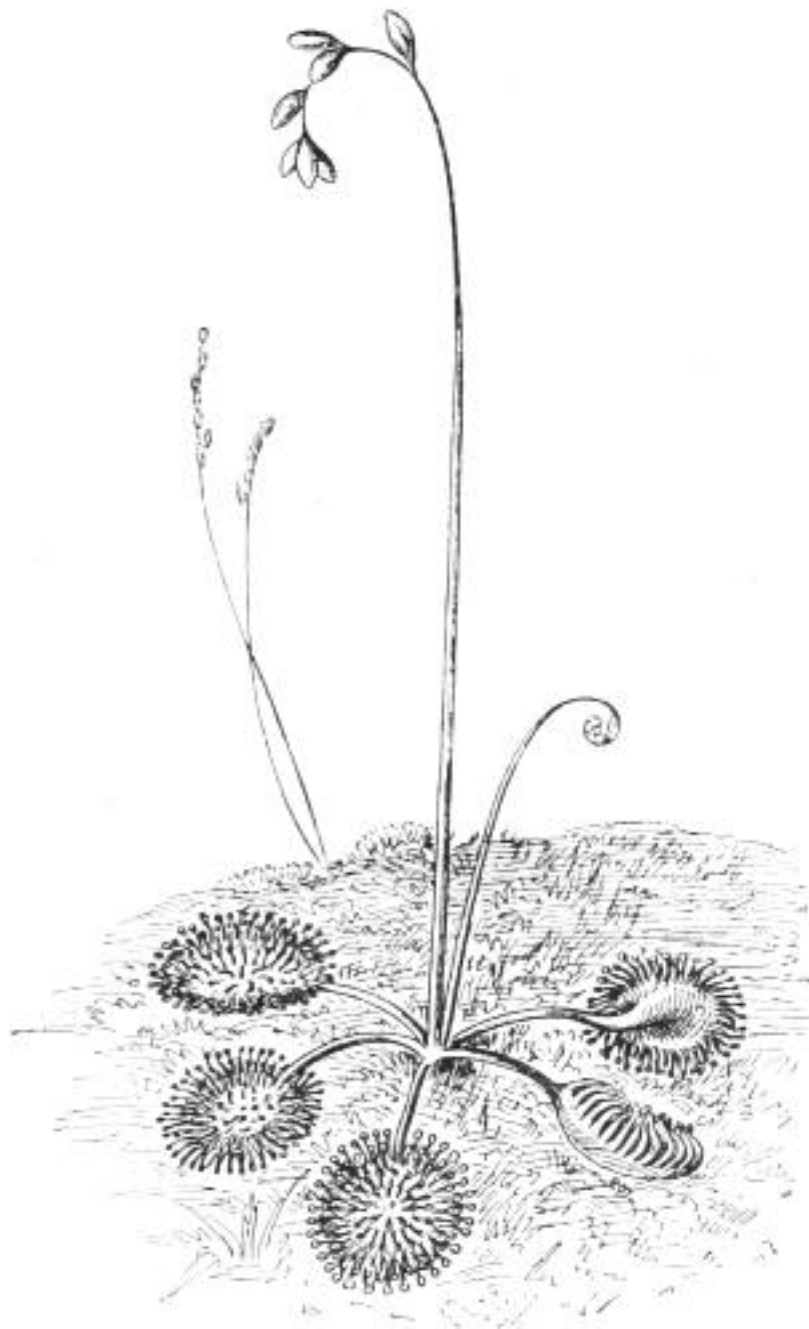


Рис. 26. Росянка (*Drosera rotundifolia*), по Кернеру.

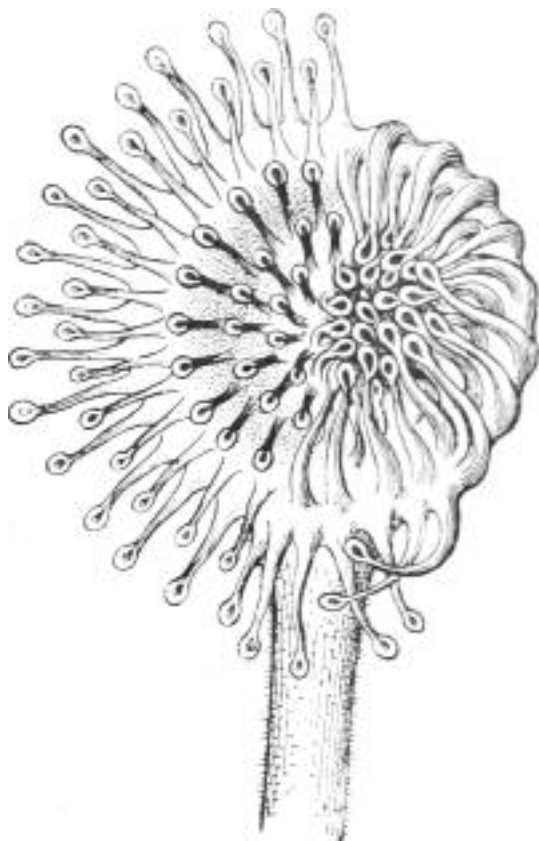


Рис. 27. Лист росянки с половиной изогнутых щупалец на пойманном насекомом; увеличен в 4 раза.

Росянка растет на болотах, как, например, в Шварцвальде, а также на тамошних поросших мхом хребтах, и легко заметить, что на листе часто виден не просто один комарик, мошка или маленькая стрекоза, а несколько, иногда до дюжины. В этом случае, опять же, ценность блюда с точки зрения питания не может быть незначительной.

В случае росянки мы, очевидно, сталкиваемся с чрезвычайно сложной адаптацией, поскольку происходит не только выделение особых пищеварительных соков, которые встречаются только у плотоядных растений, но и активно подвижны выделяющие щупальца. Чтобы щупальца, более удаленные от пленника, могли возбуждаться и изгибаться в его сторону, необходимо, чтобы раздражение, оказываемое им на головки соединенных с ним щупалец, передавалось к основанию, а оттуда к кончикам других щупалец, поскольку они изгибаются по всей своей длине. Полезность этого приспособления очевидна, но то, что могло быть достигнуто устройством, столь отличающееся от обычного расположения растений, указывает на то, что процессы естественного отбора, должно быть, продолжались, сохраняя каждую новую небольшую вариацию и добавляя ее к остальным.

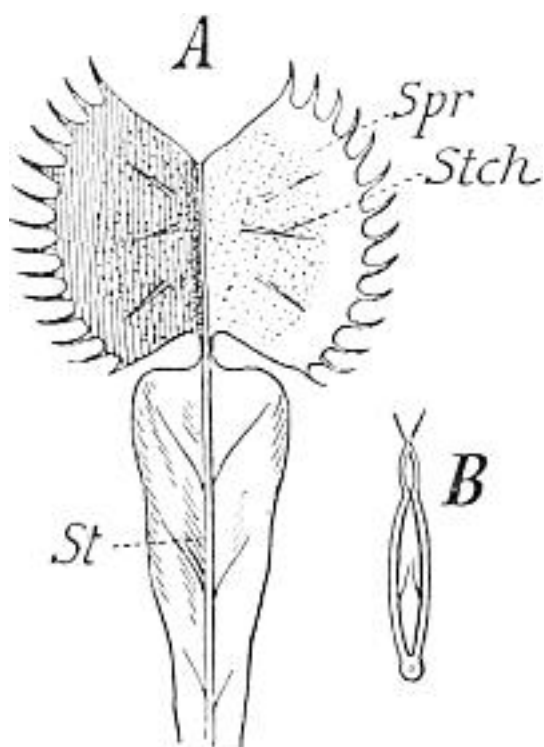


Рис. 28. Лист венериной мухоловки (*Dionaea muscipula*), по Кернеру. *A*, листовая пластинка (*Spr*) открыта. *St*, черенок листа. *Stch*, чувствительные волоски. *B*, вертикальный разрез через закрытую листовую пластинку.

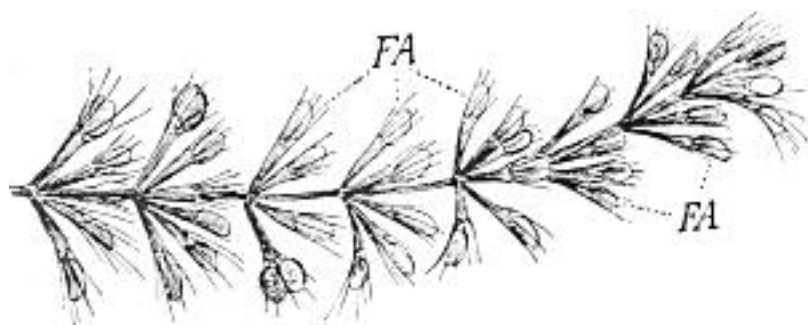


Рис. 29. *Aldrovandia vesiculosa*, ветвь с ловушками *FA*.

В заключение следует обратить внимание на два растения, оба с подвижными закрывающимися ловушками для ловли животных. Так называемая венерина мухоловка (*Dionaea muscipula*) - болотное растение Северной Америки, листья которого, как у *Pinguicula* и *Drosera*, расположены розеткой на земле. Отдельный лист имеет лопатообразную ножку и пластинку, разделенную на две половины (рис. 28, *A*), каждая из которых окаймлена длинными и сильными остистыми отростками, направленными косо внутрь. Половинки лезвия, когда к поверхности прикладывается необходимый стимул, могут сомкнуться за очень короткое время, от 10 до 30 секунд. Затем два ряда краевых шипов пересекаются, как это делают сцепленные пальцы рук, и таким образом образуют клетку, из которой заключенное в нее насекомое не может вырваться. Подходящим стимулом для приведения механизма в движение является легкое прикосновение, в то время как более сильный удар, или сильное давление, или поток воздуха не приводят к закрытию ловушки. Но если муха начинает ползать по листу и при этом задевает один из шести коротких членистых волосков, торчащих из крошечной подушки ячеек, тогда лист закрывается, действительно быстро, но в то же время так мягко и незаметно, что муха не подозревает об опасности и не пытается

убежать. Затем многочисленные фиолетовые слизистые железы начинают окружать жертву содержащим пепсин кислым пищеварительным соком, который постепенно растворяет ее.

Одно из водных растений Южной Европы, *Aldrovandia vesiculosa*, которое также встречается в болотах северного хребта Альп, обладает, в дополнение к собственно захватному и переваривающему аппарату, активным подвижным аппаратом, который приводится в движение чувствительными волосками. Когда я впервые обнаружил это растение на болоте в Линдау, на Боденском озере, я с первого взгляда принял его за *Utricularia*, поскольку внешне эти два растения похожи друг на друга (см. рис. 22 и 29), но превращение листьев в ловушки совершенно иное. На обеих половинках листовой пластинки расположены многочисленные щетинки (рис. 30, A), и легчайшее прикосновение к ним маленького водного животного действует как высвобождающий стимул для подвижных элементов листа (*Stch*). Как и в ловушке для мух Venus, две половинки листа смыкаются довольно быстро, но совершенно бесшумно, и животное поймано. На рис. 30 показана секция одной из таких ловушек в закрытом состоянии. Попавшие в неволю животные не могут убежать, потому что края листа довольно плотно прилегают друг к другу и усеяны маленькими зубчиками. Многочисленные маленькие железы (*Dr*) выделяют пищеварительный сок, и через несколько дней или даже недель внутри ловушки можно обнаружить нерастворимые остатки крошечных животных.

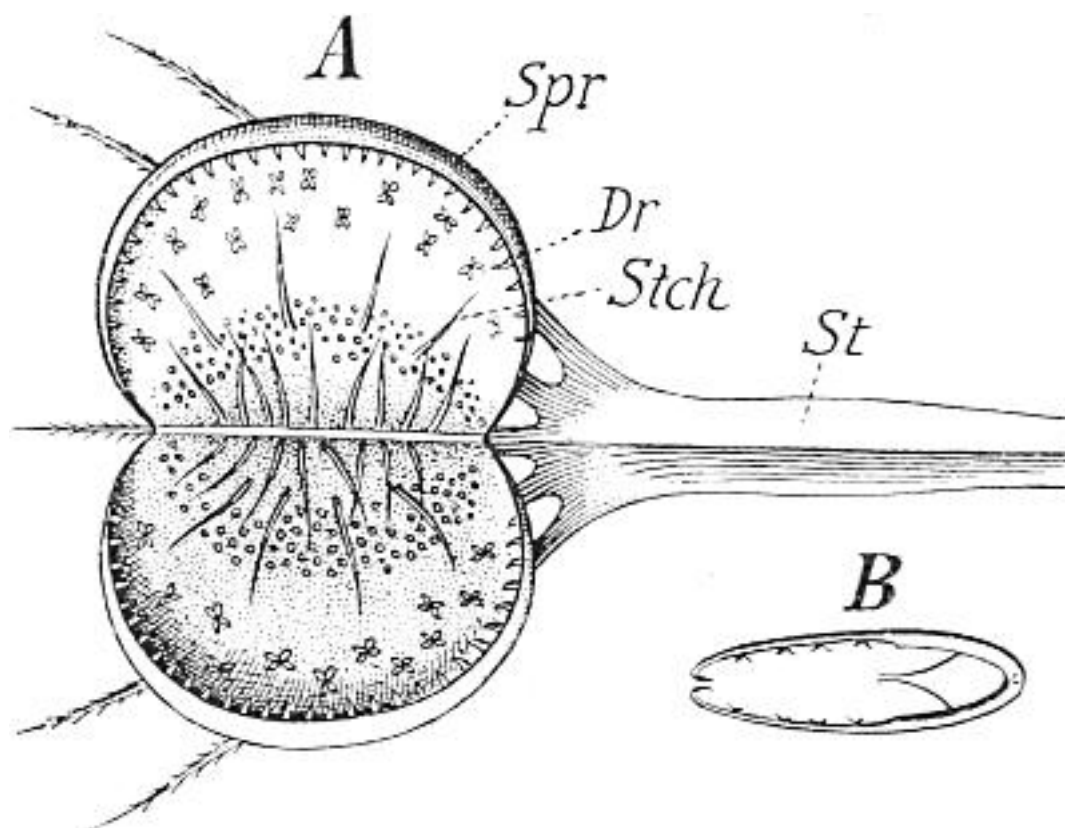


Рис. 30. Альдровандия: ее ловчий аппарат. A, открыт. St, черенок листа. Spr, листовая пластинка. Stch, чувствительные щетинки. Dr, железы. B, замкнутый, поперечное сечение.

Можно было бы привести еще много случаев использования растений-ловцов животных, но я далек от намерения пытаться описать все существующие приспособления; уже упомянутых может быть достаточно, чтобы дать представление о разнообразии и детальной эффективности этих приспособлений. Они расширяют — так мне кажется — нашу концепцию масштабов естественного отбора, показывая нам, что могут возникать

адаптации, которые совершенно чужды первоначальному образу жизни рассматриваемого организма и, действительно, находятся в явном противоречии с его фундаментальными физиологическими процессами. Вряд ли есть необходимость вдаваться в специальные рассуждения, чтобы показать, что они могли возникнуть только в ходе естественного отбора, поскольку любая другая интерпретация их возникновения несостоятельна. Ни климатические условия, ни какие-либо другие прямые внешние воздействия не могли вызвать этих модификаций частей растений, которые все такие разные, но все так хорошо подходят для своей цели; они различаются даже у растений, растущих довольно близко друг к другу, таких как росянка и масляница. Ламаркианский принцип использования и неиспользования вообще вряд ли имеет отношение к вопросу, поскольку растения не обладают волей, и мы вряд ли можем говорить о "случайности" там, где нам приходится иметь дело с такими сложными и разнообразно сочетающимися трансформациями. Процесс отбора, фактически действующий в каждом из этих случаев, может быть легко продуман, и я предоставляю моим читателям самим сделать это, и только укажу, что мы имеем дело с растущими разработками в двух различных направлениях: во-первых, улучшение способности использовать вещества животного происхождения, которые случайно прилипли к листьям, и, во-вторых, увеличение вероятности того, что животные прилипнут к листьям и, таким образом, станут доступными. Так появились, с одной стороны, растворяющие и пищеварительные соки и приспособления для всасывания; а с другой стороны, вязкая слизь и разного рода ловушки для защиты животных, а также мед и яркие краски для их привлечения.

Но произошли не только изменения в форме стеблей и листьев; произошли также важные физиологические изменения. Чувствительность к раздражению различных частей листа значительно повышена, в определенной степени у масляника, края листьев которого поворачиваются внутрь в ответ на раздражение, еще больше у росянки, у которой раздражение передается от щупалец, к которым прикасаются, ко всем остальным, но самым удивительным образом у венериной мухоловки и *альдровандии*, чувствительные волоски которых так передают раздражение, что оно воздействует на весь лист и приводит его в движение способом, вполне сравнимым с действием нервного раздражения у животных.

Таким образом, случай с плотоядными или насекомоядными растениями показывает нам, что в ходе естественного отбора у растения могут образоваться совершенно новые органы путем полной трансформации старых, как, например, кувшины *Непентеса*, и что, более того, даже физиологические способности растения могут изменяться самым далеко идущим образом, увеличиваясь и варьируясь до тех пор, пока они не станут напоминать функции животного организма.

ЛЕКЦИЯ VIII

ИНСТИНКТЫ ЖИВОТНЫХ

Оса-разбойник—Постановка проблемы—Материальная основа инстинктов—Инстинкты не являются "унаследованными привычками"—Инстинкт самосохранения-Инстинкт бегства: имитация смерти—Маскировка крабов-Инстинкт питания—Гусеницы—монофаги—Разнообразные способы добывания пищи: майские мухи, морские огурцы, рыбы,

попадающие в силки—"Аберрация" инстинкта-Изменение инстинкта при метаморфозе: Eristalis, Sitaris-Несовершенство точек адаптации к происхождению в результате естественного отбора—Инстинкт и воля—Инстинкты и защитная окраска —Неторопливый полет Heliconiidae—Быстрый полет Papilionidae—Инстинкты, которые срабатывают только раз в жизни—Оукливание бабочек—Оукливание длиннорогих—Оукливание шелкопряда—Императорская моль—Кокконы Атласа—Яйцекладка бабочек.

До сих пор мы рассматривали животных с особым вниманием к вариациям и повторной адаптации морфологических признаков, например модификаций формы и окраски; и мы должны теперь спросить, следует ли также относить их поведение к его происхождению, полностью или частично, к принципу отбора. Повсюду вокруг нас мы можем видеть, что животные знают, как целенаправленно использовать свои части или органы: утенок сразу плавает по воде; цыпленок, только что вылупившийся из яйца, клюет семена, лежащие на земле; бабочка, только что вышедшая из куколки, как только ее крылья высохли и затвердели, знает, как использовать их в полете; а хищной осе не требуется никаких инструкций, чтобы распознать свою жертву, конкретную гусеницу, кузнечика или какое-либо другое определенное насекомое; она знает, как напасть на нее, парализовать укусами, а затем ни на минуту не сомневается в том, что ей делать дальше; она тащит его в свое гнездо, кладет в одну из ячеек, уже подготовленных для ее будущего выводка, откладывает на него единственное яйцо и аккуратно накрывает ячейку крышей. Только потому, что все эти сложные действия выполняются так точно, как если бы оса знала, зачем она их выполняет, вид способен поддерживать свое существование, ибо только так можно обеспечить выращивание следующего поколения. Из яйца выскальзывает маленькая личинка, которая сразу же подбирается к парализованной жертве, питается ею и таким образом растет, затем в укрытии закрытой клетки проходит стадию куколки и превращается в совершенную осу. Многие виды этих хищных ос не откладывают яйцо непосредственно рядом со своей добычей или на нее, но, чтобы ее передвижения не представляли опасности для их потомства, они подвешивают яйцо над ней на шелковой нити. Таким образом, она находится в безопасности, и молодая личинка тоже, когда она появляется, может удалиться в свое безопасное место отдыха, как только возникнет опасность из-за судорожных движений несчастной жертвы, тело которой она грызет.

У каждого животного есть великое множество таких "инстинктов", которые ведут его, фактически заставляя его действовать соответствующим образом для достижения цели, не имея никакого представления об этой цели. Ибо откуда бабочке знать, что такое полет, или что она вообще обладает способностью летать, или кто мог бы показать хищной осе, когда она пробудилась от куколочного сна к совершенно новому образу жизни, все, что ей нужно было делать, чтобы добыть пищу для себя и обеспечить кров и пропитание для выводка, который все еще был заключен в ее яичнике? Поскольку виды произошли от других видов, эти регуляторы организма, инстинкты, не могли быть такими же в более ранние времена; они, должно быть, развились из инстинктов предков, и мы должны задать следующие вопросы: под влиянием каких факторов? Каким образом? Сработал ли принцип отбора и здесь, или мы можем отнести инстинкты к наследственным эффектам использования и неиспользования?

Прежде чем я перейду к этому вопросу, необходимо немного рассмотреть физиологическую основу инстинкта. Мы можем выделить три вида действий: чисто рефлекторные, чисто инстинктивные и чисто сознательные действия. В первом случае мы наиболее ясно видим, что они зависят от существующего механизма, поскольку они с необходимостью следуют за определенным стимулом и не всегда могут быть подавлены. Яркий свет, попадающий в наш глаз, сужает зрачок из-за сокращения радужной оболочки, и точно так же наши веки

закрываются, если к ним внезапно прикоснуться пальцем. Мы также знаем принцип действия этих рефлекторных механизмов; они зависят от нервных связей. Чувствительные нервы так связаны в нервных центрах с двигательными нервами, что раздражение, воздействующее на первые на периферии тела, например на глаз, передается определенным нервным клеткам мозга, и от них оно возбуждает к активности определенные двигательные центры, так что возникают определенные движения. Редко только одна мышца возбуждается таким образом к деятельности, обычно их несколько, и здесь мы имеем переход к инстинктивному действию, которое состоит в более длинной или более короткой серии действий, то есть двигательных комбинаций. Они также, по крайней мере первоначально, запускаются чувственным впечатлением, внешним раздражителем, который воздействует на чувствительный нерв точно таким же образом, как и в рефлекторном механизме, и этот стимул передается определенной группе чувствительных нервных клеток в центральном нервном органе, а от них по очень тонким взаимосвязям передается в двигательные центры. Существуют чрезвычайно сложные инстинктивные действия, и в них завершение одного действия, очевидно, является стимулом для второго, завершение второго - для третьего и так далее, пока не будет завершена вся цепочка взаимозависимых движений, составляющих весь спектакль.

Таким образом, инстинкты имеют материальную основу в клетках и волокнах нервной системы, и благодаря изменениям в связях и раздражимости этих нервных частей они также могут видоизменяться, как и любые другие признаки тела, такие как форма и цвет.

Сознательные действия зависят непосредственно от воли и имеют тесную связь с инстинктивными действиями в той мере, в какой они также могут контролироваться волей, то есть могут быть запущены или подавлены, а также, с другой стороны, в той мере, в какой чисто добровольные действия могут стать инстинктивными из-за частого повторения. Первый случай проиллюстрирован, например, тем, что сосание ребенка материнской грудью продолжается и на втором году жизни, как это нередко происходит в южных странах Европы. Такой ребенок точно знает, почему он хочет грудь, и его действия осознанны, в то время как новорожденный ребенок инстинктивно ищет то, что искал, и, найдя то, что искал, автоматически выполняет несколько сложные сосательные движения. Второй случай проиллюстрирован, когда, например, у нас вошло в привычку заводить часы, ложась спать, и делать это, когда нам случается переодеваться в течение дня, хотя тогда это бесцельно и было бы опущено, если бы действие требовало сознательного усилия воли. Часто можно наблюдать на себе, как за короткое время сознательное действие может стать инстинктивным. Однажды я отправила свои часы без ключа часовщику на ремонт и получила от него на время обычные часы, которые нужно было заводить ключом, который я хранила для сохранности в своей сумочке. По прошествии восьми дней мне вернули мои собственные часы, и, раздеваясь в первую ночь, я поймал себя на том, что "инстинктивно" достаю из кармана сумочку, чтобы достать ключ, который, как я прекрасно знал, мне больше не нужен. И то, что длинная серия сложных движений, первоначально выполнявшихся только сознательно, может быть воспроизведена инстинктивно, подтверждается тем фактом, что музыкальные произведения, выученные наизусть, часто могут быть воспроизведены без ошибок от начала до конца, в то время как исполнитель думает совсем о другом. Сложные инстинктивные действия животных выполняются совершенно аналогичным образом.

Таким образом, нет резкой границы ни между рефлекторными и инстинктивными действиями, ни между инстинктивными и сознательными действиями, но одно переходит в другое, и напрашивается мысль, что в филогенетическом развитии также должны были иметь место переходы от одного вида действий к другому. Пока кто-то верит, что принцип Ламарка

действительно действует, можно предположить, что действия, которые изначально зависели от воли, когда они часто повторялись, стали инстинктивными, или, другими словами, что инстинкты, по крайней мере многие из них, являются унаследованными привычками.

Позже я попытаюсь показать, что это предположение, каким бы правдоподобным оно ни казалось на первый взгляд, не может быть правильным; но пока я должен ограничиться утверждением, что существует большое количество инстинктов, которые должны быть отнесены к процессу отбора, и что остальные могут быть аналогичным образом истолкованы, по крайней мере, в их основных чертах.

Инстинкт самосохранения распространен повсеместно, и у многих животных он проявляется в бегстве от своих врагов. Заяц убегает от лисы и от людей; птица улетает при приближении кошки; бабочка улетает даже от тени сети, раскинутой, чтобы поймать ее. Это можно рассматривать как чисто сознательные действия, и в случае с зайцем и птицей опыт и воля, несомненно, играют в них определенную роль, но даже в них основой действия является органический импульс; это, а не рефлексия, заставляет животное убегать при виде врага. У бабочки, действительно, это должно быть чисто инстинктивно, поскольку выполняется с той же точностью сразу после выхода из состояния куколки, еще до того, как животное получило какой-либо опыт. Но даже в случае с зайцем и птицей обращение в бегство в большинстве случаев пришло бы слишком поздно, если бы сначала потребовалось обдумывание; чтобы оно было эффективным, оно должно происходить так же мгновенно, как смыкание век, когда опасность угрожает глазу.

Рак-отшельник (рис. 34, стр. 163), который прячет свое мягкое брюшко в пустой раковине моллюска и таскает ее за собой по дну моря, с молниеносной быстротой убирается в свой дом, как только его внимание привлекает какое-либо подозрительное движение, и очень трудно вовремя ухватить щипцами одну из его ножек, чтобы вытащить ее из раковины. То же самое происходит с так называемыми серпулидами, червями рода *Serpula*, и их союзниками; схватить их нелегко, потому что, как бы быстро человек ни владел щипцами, их инстинкт беглого самосохранения действует еще быстрее, и они убегают обратно в свои защитные трубки, прежде чем кто-либо успевает схватить их. Но это побуждение убегать от врагов, хотя и кажется почти само собой разумеющимся, ни в коем случае не является общим для всех животных, ибо у довольно большого числа инстинкт самосохранения находит выражение совершенно противоположным образом, а именно в так называемом "притворстве смерти", то есть в оставлении абсолютно неподвижным в определенном положении, точно предписанном животному его инстинктом. Говоря о защитной окраске, я обратил внимание на "древоточца" (*Xylina*), который так обманчиво напоминает обломок наполовину сгнившего дерева, и указал, что цветное сходство с деревом само по себе было бы малоприспособно для насекомого, если бы оно не сочеталось с инстинктом оставаться неподвижным в опасности, "симулировать смерть". Усики и лапки прижаты близко к телу, так что они скорее усиливают маскировку, и, вместо того чтобы убегать, насекомое остается неподвижным. не шевелит ни единым мускулом, пока опасность не минует. Этот инстинкт, должно быть, развивался рука об руку со сходством с куском дерева, и точно так же, как мы пытались интерпретировать последнее исходя из того факта, что мотыльки, наиболее похожие на дерево, всегда имели наилучшие шансы выжить, мы утверждаем, что те мотыльки, которые больше всего выиграли бы от своего сходства, которые плотно поджимали лапки и усики и лежали наиболее неподвижно. Таким образом, мозговой механизм, который заставлял замирать всякий раз, когда чувства объявляли об опасности, будет все более и более прочно устанавливаться и совершенствоваться в ходе отбора.

Даже почти родственные животные могут обладать совершенно разными инстинктами, которые защищают их от опасности. Таким образом, в группе карманных крабов (*Notopoda*) есть некоторые виды, которые убегают при угрозе опасности, но есть и другие, которые предвосхищают риск обнаружения, до определенной степени маскируясь. Последней парой ног они удерживают над собой большой кусок губки, который затем растет до тех пор, пока часто не оставляет открытыми только конечности и лобную область. Конечно, не может быть и речи о сознательности в том, что делает краб, о чем свидетельствует тот факт, что эти крабы в случае необходимости возьмут прозрачный кусок стекла вместо губки; но импульс прикрыться чем-нибудь в них силен и находит выражение не только тогда, когда они видят действительно защитное вещество, но даже когда они видят прозрачное и, следовательно, совершенно бесполезное для этой цели. Крабы, у которых отняли губку, бродят вокруг, пока не найдут другую; таким образом, импульс вызывается не только видом губки или камня, но и ощущением того, что у них обнажена спина. Крупный средиземноморский краб-паук (*Maja squinado*) осуществляет свою маскировку несколько иным образом. У него есть своеобразные крючковатые щетинки на спине, и на них он цепляет маленькие пучки морских водорослей, часто их много, так что он полностью покрыт и выглядит скорее как куча мусора, чем как животное. И здесь телесные изменения шли рука об руку с развитием инстинкта самозащиты: щетина на спине стала крючковатой. Многие инстинкты сопровождаются структурными изменениями, и у крабов, которые покрывают себя губкой или камнем, это именно тот случай, когда последняя пара грудных ног повернута к спине, а не расположена сбоку от тела, как это обычно бывает у крабов. Таким образом, они получают возможность удерживать губку гораздо лучше и дольше, и поскольку это выгодно, мы вполне можем приписать это изменение естественному отбору.

Давайте теперь обратим наше внимание на другую категорию инстинктов, наиболее распространенных и незаменимых из всех, которые приводят к поиску и поглощению пищи.

Цыпленок, только что вылупившийся из яйца, подбирает брошенные ему семена, не имея ни малейшего представления о том, что такое еда или что можно приготовить для него в качестве пищи; его инстинкт к еде выражается в подборе, и он пробуждается или стимулируется к действию видом семян. Как хорошо говорит Ллойд Морган в своей превосходной книге о *привычках и инстинкте*, "Он вырывает семена не потому, что инстинкт говорит ему, что это то, что нужно подобрать и испытать, а потому, что он не может поступить иначе".

Точно так же инстинкт поиска пищи просыпается у котенка при виде мыши. Однажды я поставил перед котенком, который никогда не видел мыши, живую мышь в мышеловке. Котенок сильно разволновался, и когда я открыл ловушку и позволил мыши убежать, она догнала и поймала ее в несколько прыжков. Инстинкт в этом случае выражается не в быстром опускании головы и хватании пищи, как у курицы, а в совершенно ином сочетании движений, в бегстве за убегающей жертвой и ее хватании. Но это не все, что включено в инстинктивное действие в случае с кошкой, поскольку есть также целая дикая и ужасная игра, знакомое отпускание и повторный захват, страстное рычание удовлетворения, которое в своей дикости гораздо больше напоминает нам кровожадного тигра, чем ручное домашнее животное.

Как инстинкт откладывания яиц у самки бабочки возбуждается только видом и запахом определенного растения, так же и пищевой инстинкт у гусеницы. Если мы посадим гусеницу тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) только что вылупившуюся из яйца на лист шелковицы, она вскоре начнет его грызть; но если посадить ее на лист бука или любого другого местного дерева, кустарника или травы, она к ней не притронется, а просто умрет от голода. И все же

он вполне мог бы съесть многие из этих листьев и тоже преуспеть на них, но запах, а возможно, и вид их не являются подходящим стимулом для высвобождения пищевого инстинкта. Существует много видов гусениц, которые являются "монофагами", то есть обитают только на одном виде растения в определенной стране. Можно спросить, как такое ограничение высвобождающего стимула для одного вида могло быть вызвано естественным отбором, поскольку столь сильное ограничение в пище никак не могло быть выгодным. Ответ на этот вопрос можно найти в следующих фактах. На растении Белладонна живет маленький жук, чей пищевой инстинкт возбуждается только этим растением. Но поскольку *другие животные полностью избегают белладонны Atropa* из-за ее ядовитости, этот жук является, так сказать, единоличным владельцем белладонны; ни один другой вид не оспаривает ее пищу, и в этом, несомненно, должно быть большое преимущество, поскольку другие инстинкты, прежде всего инстинкт откладывания яиц, регулируются таким образом, чтобы обеспечить личинке доступ к своему пищевому растению; и это так. Монофагию многих гусениц следует понимать таким же образом; это адаптация к растению, которое в остальном мало востребовано, и она сочетается с более или менее полной потерей чувствительности к раздражителям других растений. Установление такого специализированного пищевого инстинкта зависит от его полезности и является результатом предпочтения, отдаваемого посредством естественного отбора тем особям, у которых пищевой инстинкт реагировал на раздражитель наименьшего возможного числа растений, и в то же время тем, которые показали себя наиболее приспособленными к растению, особенно благоприятному для их вида, чей пищевой инстинкт не только наиболее сильно возбуждался этим одним растением, но также чей желудок и общий метаболизм наилучшим образом использовали его. Таким образом, мы понимаем, почему так много гусениц питается ядовитыми растениями, причем не только некоторыми из наших местных видов Sphingidae, такими как *Deilephila euphorbia*, но и целыми группами тропических Papilionidae, Danaides, Acræides и Heliconiidae. С этим опять-таки связана ядовитость или тошнотворность этих бабочек.

Насколько по-разному инстинкт добывания пищи может быть развит у одной и той же группы животных, показывает тот факт, что нередко растительноядные, сафрофитные и плотоядные животные встречаются в одной группе организмов, как, например, в отряде водяных блох или дафнидах, или в классе инфузорий. Многие виды добывают себе пищу, создавая водоворот в воде, который приносит струю ко рту, а вместе с ней всевозможные растительные или мертвые частицы; другие живут, охотясь на таких же животных, как они сами.

Но даже когда пищевой инстинкт у всех видов группы направлен на живую добычу, добывание ее может быть достигнуто с помощью совершенно различных инстинктов. Такие более тонкие градации пищевого инстинкта нередко встречаются в довольно небольших группах животных, как, например, у эфемерид или дневных мух. Все их личинки живут, охотясь на других животных, но особи одного семейства, представленные родом *Chloëon*, стремятся завладеть своими жертвами ловкостью и скоростью, в то время как личинки второго семейства, с типичным родом *Baëtis*, обладают инстинктом прижимать свои гладкие широкие тела с большеглазой головой поближе к гальке ручья, на которой они сидят. Они точно такого же цвета, и поэтому прячутся почти невидимыми, пока жертва не окажется в пределах их досягаемости, когда они бросаются на нее одним прыжком. Третья группа, с типичным родом *Ephemera*, следуя своему инстинкту, выкапывает глубокие трубки в иле на дне воды и прячется в них в поисках своей добычи. Таким образом, внутри этой небольшой группы поденок мы имеем три различные модификации пищевого инстинкта, которые существенно отличаются друг от друга, состоят из совершенно различных комбинаций действий и, следовательно, должны иметь в своей основе существенно различные

руководящие мозговые механизмы. Все эти случаи имеют только одну общую черту: все животные набрасываются на свою добычу, как только та оказывается достаточно близко.

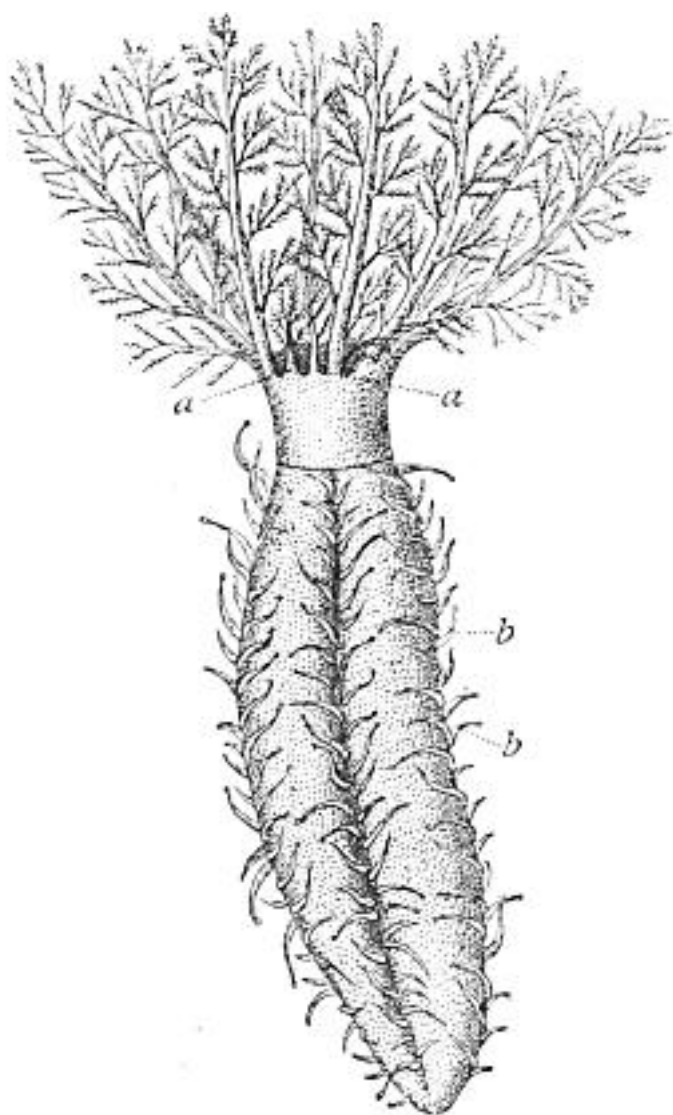


Рис. 31. Морской огурец (*Кукумария*) с расширенными щупальцами (а) и выступающими трубчатыми ножками (b); по Людвигу.

Но даже эта общая черта не везде является частью пищевого инстинкта. Морской огурец (*Cucumaria*) (рис. 31), согласно наблюдениям, сделанным на нем Эйзигом в аквариуме Зоологической станции Неаполя, добывает себе пищу следующим образом. Животное сидит наполовину или полностью выпрямившись на выступающем куске скалы и расправляет свои десять древовидных щупалец, которые окружают рот. Они разветвленные и напоминают маленькие пучки морских водорослей. Вероятно, многие мелкие животные принимают их за таковых; на них поселяются личинки всех видов, инфузории, коловратки и черви. Но морской огурец загибает внутрь сначала одно щупальце, затем другое, так медленно, что это едва заметно, подносит кончик ко рту, позволяет ему постепенно скользить глубже в пищевод, пока все щупальце не окажется внутри, и через некоторое время так же медленно вытаскивает его снова и снова разворачивает. Очевидно, он протирает щупальце внутри пищевода и сохраняет все живое, что было на нем. Это действие повторяется постоянно, днем и ночью, и обычно это единственный внешне видимый признак жизни, который проявляет животное.

Этот замечательный инстинкт связан со структурной особенностью, поскольку без древовидных щупалец ловля была бы и близко не такой успешной. У других морских огурцов или голотурий другие щупальца, и они используют их совершенно по-другому, наполняя рот грязью с их помощью.

Действительно, очень часто наблюдаются видимые структурные изменения, связанные с измененным пищевым инстинктом. Большинство хищных рыб преследуют свою добычу, таких как щука, окунь и акула, но есть и те, кто прячется, и они проявляют в дополнение к инстинкту затаивания определенные телесные приспособления, без которых этот инстинкт не мог бы играть в такой полной мере.

Таким образом, у морской рыбы, известной как "звездочет" (*Uranoscopus*), глаза расположены не по бокам, а на макушке головы, а рот также направлен вверх. Инстинкт заставляет ее зарываться в песок так, чтобы были открыты только глаза. Таким образом, она подстерегает подходящую жертву, пока та не окажется в пределах досягаемости, а затем набрасывается на нее резким движением. Но у него также есть приманочный орган - мягкий червеобразный клапан, который он высовывает изо рта, как только приближаются маленькие рыбки. Они служат этой приманкой, и таким образом их ловят.

Такая хитроумная ловля, которая вполне наводит на мысль о человеческом методе ловли форели на искусственную наживку, встречается у многих хищных рыб; но в каждом случае рыба действует инстинктивно, без размышлений, почувствовав приближение добычи. Соответствие действия цели не зависит от осознания цели или от рефлексии, а является чисто механическим действием, выполняемым в ответ на стимул чувственного впечатления.

Лучше всего об этом свидетельствует тот факт, что инстинкты могут сбивать с пути своих обладателей, что всегда происходит, когда животное попадает в неестественную ситуацию, к которой его инстинкты, так сказать, не приспособлены. Сверчок-крот, который имеет обыкновение спасаться от преследования, зарываясь в землю, совершает резкие движения передними лапами, даже если его поместить на стеклянную пластину, в которую он никак не мог бы зарыться; муравьиный лев (*Мирмелео*), инстинкт которого побуждает его зарываться в рыхлый песок, отталкиваясь брюшком назад, ложится задом на стеклянную пластину, как только угрожает опасность, и пытается, прилагая максимальные усилия, пробить ее. Он не знает другого способа полета, и его интеллект слишком слаб, чтобы предложить какой-либо новый способ. Даже самый универсальный среди животных способ бегства - простое бегство - не приходит ему в голову; он действует так, как должен, в соответствии со своим врожденным инстинктом; он не может поступить иначе.

Изменение инстинктов на разных стадиях развития одного и того же животного всегда казалось мне очень примечательным; например, изменение пищевого инстинкта у гусеницы и бабочки, когда пищевой инстинкт высвобождается у гусеницы листом определенного растения, а у бабочки видом и ароматом цветка, нектар которого она сосет. В этом случае все различно на двух стадиях развития, весь аппарат для поиска и принятия пищи, а также нервный механизм, который определяет эти способы действия. И как часто далеки друг от друга стимулы, которые высвобождают инстинкт! Личинка цветочного медососа *Eristalis tenax* - это уродливая белая личинка, так называемая крысинохвостая личинка, хорошо описанная Реомюром, которая живет, плавая в жидком навозе, и питается им! Какие полные и далеко идущие изменения не только в видимой структуре, но и в более тонких нервных механизмах, которые мы пока не можем проверить, должны были произойти под влиянием превратностей времени и обстоятельств в течение истории жизни этого насекомого!

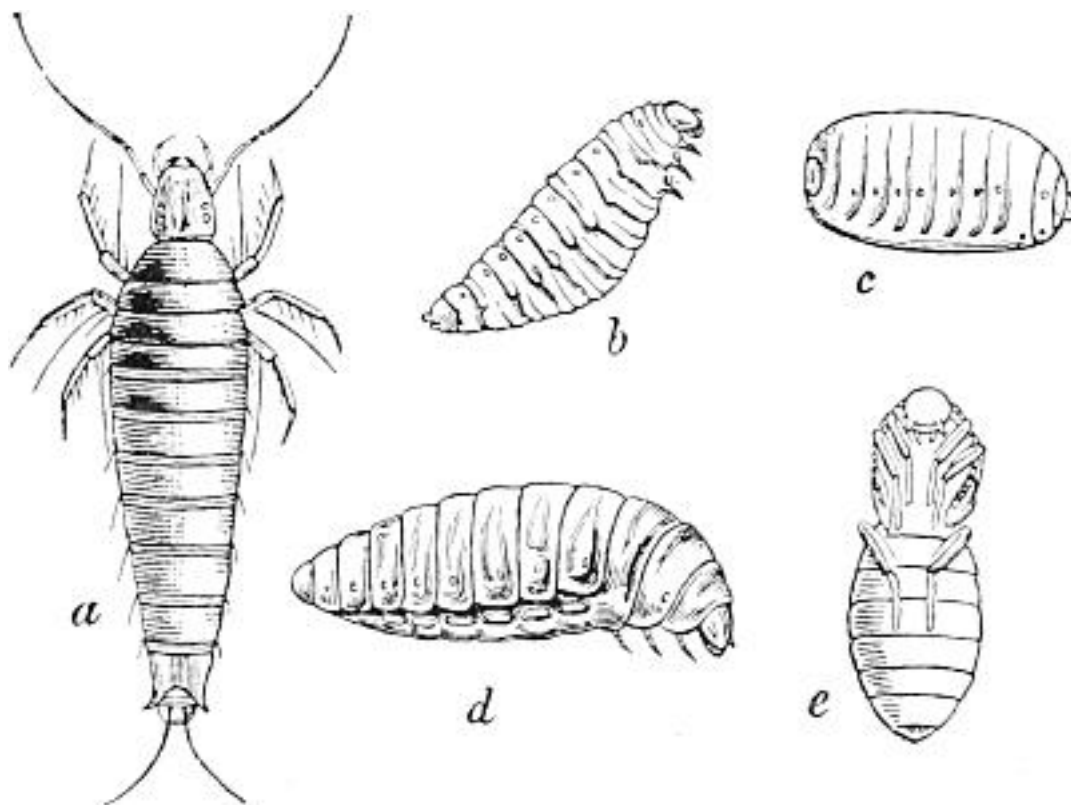


Рис. 32. Метаморфоза *Sitaris humeralis*, жука-масличника по Фабру. а, первая личиночная форма, сильно увеличенная. б, вторая личиночная форма. с, стадия покоя этой личинки (так называемая "псевдокуколка"). д, третья личиночная форма. е, куколка.

Не только пищевой инстинкт, но и инстинкт самосохранения, способ передвижения, короче говоря, все виды инстинктов могут меняться в течение индивидуальной жизни. Давайте проследим за несколько сложной историей жизни жука из семейства Пузырчатых, или кантарид, о которой мы впервые узнали от Фабра. Самка краснорожего жука (*Sitaris humeralis*) откладывает яйца на землю по соседству с подземным гнездом роющей пчелы, собирающей мед (*Anthophora*). Появившиеся на свет личинки проворны, шестиноги, снабжены роговой головой и кусающимися ротовыми частями, а также хвостовой вилкой для прыжков (рис. 32, а). У маленьких животных сначала нет пищевого инстинкта, или, по крайней мере, он никак не проявляется, но они бегают повсюду, и как только они видят пчелу из рода *Anthophora*, они набрасываются на нее и прячутся в ее густой, мохнатой шерсти. Если им повезло, то пчела - это самка, которая основывает новую колонию и строит ячейки, в каждую из которых она откладывает немного меда и откладывает на него яйцо. Как только это сделано, личинка *Sitaris* покидает свое укрытие, раскусывает пчелиное яйцо и постепенно съедает его содержимое. Затем он линяет и принимает форму личинки с крошечными ножками и несовершенными органами жевания; хвостовая вилка тоже утрачивается, поскольку все эти части теперь бесполезны, поскольку он может получать жидкую пищу без дальнейшей смены места, из меда в ячейке, в точности в количестве, необходимом для его роста. Затем он проводит зиму в затвердевшей, похожей на куколку коже, и только на следующий год (третий), после еще одной короткой личиночной стадии (d) и последующего настоящего состояния куколки (e), появляется полностью сформированный жук. У этого снова есть кусающиеся ротовые части, и он питается листьями, и у него есть ноги, чтобы бегать, и крылья, чтобы летать.

Таким образом, у этого жука пищевой инстинкт меняется трижды в течение его жизни; сначала высвобождающим стимулом является пчелиное яйцо, затем мед и, наконец, листья.

Инстинкт передвижения меняется подобным же образом, выражаясь сначала в беге, прыжках и хватании за что-либо, затем в неподвижном лежании внутри клетки и, наконец, в полете и беготне по кустам и деревьям.

Мы можем хорошо понять, что в ходе бесчисленных поколений и видов насекомых различные стадии развития посредством отбора становились бы все более и более отличными друг от друга, как структурно, так и по своим инстинктам, по мере того, как они лучше приспосабливались к различным условиям жизни; и таким образом, в конечном итоге на последовательных стадиях жизни развились инстинкты, часто и заметно расходящиеся. Никакая другая интерпретация невозможна; только благодаря естественному отбору мы можем понять даже принцип такой адаптации. Таким образом, животное вполне можно сравнить с машиной, которая устроена так, что она работает правильно при любых обычных обстоятельствах, то есть выполняет все действия, необходимые для сохранения особи и ей подобного. Части машины подогнаны друг к другу наилучшим из возможных способов и взаимодействуют друг с другом настолько искусно, что при нормальных обстоятельствах достигается результат, соответствующий поставленной цели. Мы видели, как точно может быть определен освобождающий стимул к действию, и это обеспечивает далеко идущую специализацию инстинктов. Но как каждая машина может работать только с тем материалом, для которого она была сконструирована, так и инстинкт может вызвать действие, эффективно доведенное до конца, только когда животное находится в естественных условиях. Его специализация имеет свои пределы, и в этом заключается причина его ограниченной целесообразности. Например, если бы личинки *Sitaris* не прыгали на нее при виде каждой пчелы и не присасывались к ней, а только к самкам, то многие из них были бы спасены от участи, которая их ожидает, если они прикрепятся к пчелам-самцам, которые не выют гнезд, или даже к другим летающим насекомым, и в этом случае также нет возможности дальнейшего развития. Но обе эти вещи случаются, хотя последнее, насколько мне известно, еще не зафиксировано для *sitarisa*, а только для его родственницы, личинки *Мелое*.

Часто говорят, что "Инстинкт сбивается с пути"; но на самом деле он не сбивается с пути, а просто не настолько высокоспециализирован по отношению к освобождающему стимулу действия, как нам кажется необходимым для совершенной целенаправленности. Но в самом этом несовершенстве, как мне кажется, кроется еще одно доказательство того, что мы имеем дело с результатами процесса отбора, поскольку по самой природе они никогда не бывают совершенными, а только относительно совершенными, то есть настолько совершенными, насколько это необходимо для поддержания вида. В тот момент, когда достигается эта степень совершенства, исчезает всякая возможность дальнейшего повышения эффективности приспособления к цели, потому что тогда оно больше не будет непосредственно способствовать достижению цели. Почему, например, высвобождающий стимул в этом случае должен быть более высокоспециализированным, поскольку достаточному количеству личинок *Sitaris* уже удалось прикрепиться к пчелиным самкам? Недаром жуки этого семейства так плодовиты; недостаток в совершенстве инстинкта восполняется множеством молодых личинок. Одна самка масличного жука (*Melöe*) откладывает несколько сотен яиц.

Говоря о животном как о машине, следует добавить, что это машина, которую можно изменять в той или иной степени, которую можно регулировать для работы при высоком или низком давлении, медленно или быстро, точно или грубо. Это регулирование является работой интеллекта, ограниченной "мыслительной способностью", которую в очень значительной степени следует приписывать высшим животным, но которая у низших

животных становится все менее и менее очевидной, пока, наконец, не становится неузнаваемой. То, что инстинктивные действия могут быть изменены или подавлены интеллектом и волей, доказано любым обученным хищным зверем, который справляется со своим голодом и импульсом вцепиться в протянутый перед ним кусок мяса, потому что он знает, что если он не будет контролировать себя, то результатом будут болезненные удары. В следующей лекции я вернусь к связи между волей и инстинктом; все, что нас здесь интересует, - это рассматривать инстинкты как результат процессов отбора и как косвенное доказательство их реальности.

Из того, что я уже сказал, по крайней мере, многое должно быть ясно, что в принципе ничто не мешает отнести инстинкты к отбору, поскольку сама их суть заключается в их приспособлении к цели, и такие целенаправленные изменения - это именно те, которые сохраняются в борьбе за существование. Можно, однако, предположить, что во всем этом также сыграл свою роль принцип использования и неиспользования и что без него никакие изменения в инстинктах не могли бы произойти.

Однако существует множество инстинктов, при рассмотрении которых это может быть полностью исключено.

Ранее мы подробно обсуждали защитную окраску, предохраняющую насекомых, и особенно бабочек, от истребления их многочисленными врагами, и упоминалось, что это всегда сопровождается соответствующими инстинктами, без которых защитная окраска и обманчивая форма ничего бы не принесли или, во всяком случае, не принесли бы такой пользы. Если бы гусеница *Catocala sponsa*, которая так обманчиво напоминает кору дуба, не обладала в то же время инстинктом отползать от листьев и прятаться в расщелинах коры на стволе дуба, ее маскировка принесла бы ей очень мало пользы; и если бы хищный богомол травяной окраски не был побуждаем инстинктом подстерегать свою добычу в траве, вместо того чтобы преследовать ее, ему редко удалось бы схватить кого-либо из своих жертв из-за его несколько неторопливого поведения. способ передвижения. Это приспособление инстинктов к защитной окраске проявляется в самых мельчайших и, казалось бы, незначительных деталях. Таким образом, различные наблюдатели установили тот факт, что вызывающие тошноту, иногда даже ядовитые бабочки, которые отличаются своей яркой или резко контрастирующей окраской, все летают медленно. Так обстоит дело с данаидами и эвплидами Старого Света и геликонидами Нового; многие из их миметических подражателей также летают медленно.

Если мы зададимся вопросом, как возник этот инстинкт трепещущего, беззаботного полета, мы можем вообще не рассматривать привычку как *primum movens*, поскольку нет никаких внешних условий, которые могли бы побудить бабочку перейти к более медленному полету, чем это было у ее предков. То, что сейчас ему выгодно — поскольку это действует как сигнал о его тошнотворности — быть как можно более отчетливо увиденным и узнаваемым, не может оказать прямого влияния на его манеру бегства, поскольку он ничего об этом не знает. Даже если мы предположим, что возникли индивидуальные вариации, обладающие инстинктом к более медленному полету, все равно без отбора не было бы причин, по которым эта вариация в частности должна размножаться, и еще меньше причин, по которым первоначально незначительное замедление полета должно становиться более заметным в ходе поколений. Напротив, бабочки много летают, как и все другие дневные бабочки; они проявляют свою способность к полету, пока светит солнце, и если развитие одного поколения влияет на следующее, они должны постепенно становиться более способными к

быстрому полету. В этом случае происходит прямо противоположное тому, что приписывается принципу Ламаркизма; более постоянное использование здесь должно было привести к уменьшению активности соответствующих частей. Совсем иначе обстоит дело, когда мы смотрим на это с точки зрения отбора. Случайно возникшие варианты с более медленным полетом выжили, потому что их было легче всего распознать и избежать; они чаще всего выживают; они оставляют потомков, которые наследуют инстинкт более медленного бегства, и это продолжает возрастать у них до тех пор, пока это увеличение несет в себе какие-либо преимущества. Как только это прекращается, изменение останавливается, поскольку оно адаптируется к среднему значению условий в данный момент времени.

Мы можем представить себе тысячи видов регуляций движений животных, обусловленных инстинктом, как возникших сходным образом; в большинстве случаев мы *должны* представлять себе это именно так. Ибо только в случае с теми, кто обладает высоким интеллектом, мы можем спросить, не помогло ли животное преднамеренно установить целенаправленное изменение своих движений. В любом случае, среди насекомых это может приниматься во внимание лишь в очень ограниченной степени, хотя я не оспариваю, что более разумные из них могут учиться, проводить эксперименты и соответствующим образом изменять свои действия. Но при бегстве от врага опыт не имеет к этому никакого отношения, при первом поимке он расплачивается своей жизнью. Беззаботные и не подозревающие об опасностях, окружающих их со всех сторон, бабочки порхают повсюду, руководствуясь только своим инстинктом, который, однако, настолько точно приспособлен к условиям их жизни, что достаточное их количество для сохранения вида всегда счастливо избегает всех многочисленных опасностей. Я могу напомнить вам уже упомянутый случай Ханеля с бабочкой, которая ускользнула от проворной ящерицы, быстро взлетев со сладкой приманки, но сразу же после этого без страха снова села на нее, чтобы улететь от ящерицы, как и раньше, и проделала это несколько раз подряд. Обычно мы слишком строго судим о таких действиях с человеческой точки зрения; бабочка не желает избегать угрожающей ей смерти; она ничего не знает о смерти; с ней все обстоит не так, как с самим доктором Ханелем, который, когда однажды подвергся опасности от ягуара в чаще, был настолько потрясен мыслью о смерти, которой он счастливо избежал, что никогда больше не хотел проходить мимо этого места, а сделал длинный круг к своему дому. Бабочка действует не в соответствии с размышлениями и воображением; она взлетает с быстротой молнии, когда ящерица бросается на нее, потому что это быстрое движение, которое она *видит*, действует как стимул, высвобождающий инстинкт полета, и это срабатывает так быстро, что в большинстве случаев насекомое спасается от опасности. На ее характер, однако, узкий побег никак иначе не влияет, и она снова подчиняется пищевому инстинкту, который побуждает ее снова набрасываться на приманку, пока визуальное впечатление от повторного продвижения ящерицы не приведет в действие инстинкт бегства. Это игрушка его инстинктов, машина, которая работает именно так, как должна. То, что только чувственные впечатления, а не концепции, высвобождают здесь действия, хорошо видно на примере пугливых видов бабочек, таких как наша пурпурная императорская (*Apatura iris*), которая молниеносно взлетает с влажных лесных тропинок, на которых она любит устраиваться, как только какой-либо быстро движущийся зрительный образ, даже если это всего лишь тень, попадает ей в глаза. По этой причине собиратель старается приблизиться к нему так, чтобы не отбрасывать перед собой свою тень, ибо тогда насекомое подпускает приближающегося врага совсем близко и взлетает только тогда, когда к нему быстро протягивают сачок. По всей вероятности, глаз этого насекомого особенно хорошо приспособлен для восприятия движений, и, конечно, инстинкт полета очень быстро реагирует на такие зрительные впечатления, и мы можем понять, что он должен был быть так

отрегулирован, если, как мы предполагаем, регулирование происходило посредством процессов отбора, поскольку враги бабочек, такие как птицы, стрекозы и ящерицы, быстро набрасываются на свою добычу, и поэтому всегда должны были выживать те бабочки, инстинкт которых побуждал их взлетать быстрее всего.

Таким образом, в этом, как и в тысяче других случаев, инстинкт бегства или, действительно, любой другой способ передвижения не может быть истолкован как "унаследованная привычка", поскольку нет никаких свидетельств обладания той степенью интеллекта, которая могла бы вызвать изменение предыдущей привычки, то есть способа передвижения. То же самое верно для животных с низким интеллектом в отношении всех других инстинктов, которые в противном случае могли бы показаться объяснимыми в терминах принципа Ламарка.

Кроме того, существует целая большая группа инстинктов, в отношении которых, как я показал много лет назад, идея принципа Ламарка неприемлема, и она состоит из всех тех инстинктов, которые проявляются только один раз в течение жизни. Они никак не могут зависеть от практики в течение жизни отдельного человека и передачи результатов этого упражнения следующему поколению; следовательно, их можно интерпретировать только в терминах отбора, если только мы не откажемся от всех попыток научной интерпретации и просто не примем их как "чудеса".

К этому классу относятся все разнообразные инстинкты, с помощью которых насекомые защищают себя от нападения на стадии куколки. Даже то, как гусеницы многих дневных бабочек вешаются во время окукливания, ни в коем случае не является очень простым инстинктивным действием. Гусеница сначала прячет в подходящем месте небольшой круглый диск из шелковых нитей, к которому затем прикрепляет задний конец своего тела так надежно, что его нелегко оторвать. Еще более сложным является закрепление куколки, когда она не висит свободно, а остается прижатой к стене или дереву, как это имеет место у папилионид и пирерид. В этом случае гусеница должна, в дополнение к обычной колыбели, хитроумным способом сплести шелковую нить по диагонали поперек грудной клетки, так, чтобы она могла пересекать примерно середину зачатков крыльев, и не слишком свободно, чтобы куколка не выпала, но и не слишком туго, чтобы нить не врезалась слишком глубоко в зачатки крыльев и не помешала их развитию. Если вспомнить, что все это делает гусеница, прежде чем она примет форму куколки, и что все это должно быть приспособлено к форме куколки, мы поражаемся необычайной точности, с которой инстинкт предписывает все отдельные движения, которые делают всю сложную работу эффективной. И все же, поскольку каждая гусеница выполняет это действие только один раз в своей жизни, оно ни на каком этапе развития вида не могло стать привычкой у какой-либо отдельной гусеницы и, следовательно, не может быть "унаследованной привычкой".

Но какими бы разнообразными ни были методы обеспечения сохранности куколок у разных семейств бабочек, все они должны быть сведены к одному корню, если родословную бабочек можно проследить до одной предковой группы. Гусеница сфингид не ползает по стенам и деревьям, когда она готова перейти в стадию куколки, как это делают многие гусеницы дневных бабочек, но вместо этого ее инстинкт заставляет ее бегать по земле, пока она не найдет место, которое кажется ей подходящим для рытья в земле, или, выражаясь менее метафорично, пока она не доберется до места, которое по своей природе действует как освобождающий стимул для инстинкта зарываться в землю. Затем он проникает более или менее глубоко, в зависимости от вида, и образует небольшую камеру, которую выстилает

шелковыми нитями, чтобы предотвратить ее разрушение; сделав это, он линяет и переходит на стадию куколки. Точность, с которой индивидуальные движения предписываются инстинктом, видна по тому, как регулируется размер камеры таким образом, чтобы она была именно такой, какая необходима для предоставления куколке достаточного пространства, не оставляя лишнего свободного. Это не так просто, как кажется, и напрямую не обусловлено размером животного, поскольку гусеница длиннее и в целом имеет больший объем, чем куколка. То же самое наблюдается у жука-оленья (*Lucanus cervus*), самого крупного из наших местных жуков, который получил свое название из-за мощных, похожих на рога челюстей, отличающих самца. Он также претерпевает метаморфозу куколки в земле и превращается в большой твердый глиняный шар, полый внутри и гладкий, как будто отполированный, и его полость в точности соответствует размеру будущей куколки, или, говоря точнее, полностью сформировавшегося жука. Ибо, как в свое время "с изумлением заметил Резель фон Розенхоф", "яйца, в которых лежат самцы, имеют гораздо более длинную полость, чем те, что построены самками, и по этой причине, когда полностью сформированный жук выходит из куколки, у него должно быть, если это самец, место, чтобы расправить свои рожки, которые до этого лежали на груди. "Ибо жуки не покидают своего жилища до тех пор, пока все их части не станут достаточно сильными и должным образом затвердеют, и пока не наступит сезон, в который они имеют обыкновение летать". Таким образом, личинка самца строит гораздо более длинную куколку, чем личинка самки, в ожидании, так сказать, огромного размера челюстей, которые вырастут позже!

Здесь инстинкт имеет два способа выражения, в зависимости от того, являются ли части тела мужскими или женскими. Здесь мы имеем дело с действием, которое совершается один раз в жизни, и, таким образом, исключается возможность какого-либо другого объяснения происхождения этого инстинкта, кроме естественного отбора.

Не менее показателен случай с шелковыми коконами. Кокон, который прядет шелкопряд, имеет яйцевидную форму и состоит из единой нити длиной в несколько тысяч ярдов, которая наматывается на прядущую гусеницу так, что не остается ни единого незакрытого места. Паутина прочная, и ее очень трудно разорвать; поэтому мы должны признать, что куколка, покоящаяся внутри, будет в значительной степени защищена от травм. Но мотылек должен быть способен выбраться наружу, и для того, чтобы это стало возможным, инстинкт побуждает гусеницу совершать вращательные движения таким образом, чтобы кокон в конце концов ослабел на переднем конце, так что насекомое, когда оно будет готово вылезти, сможет разорвать его на части своими лапками и проложить себе путь наружу. Именно по этой причине, поскольку шелк должен быть разорван и испорчен появляющимся насекомым, шелководы убивают окукливающееся насекомое до того, как оно начнет выбираться наружу.

Но есть виды, коконы которых с самого начала снабжены выходным отверстием, поскольку гусеница обвивает шелк вокруг себя таким образом, что остается круглое отверстие. Но это отверстие было бы не только удобной дверью для появления бабочки, но и столь же удобным входом для всех ее врагов. Следовательно, оно закрыто. В случае с "императорской молью" (*Saturnia carpinii*) это достигается с помощью круга из жестких шелковых щетинок с внутренней стороны (рис. 33), кончики которых загибаются наружу, как у плетеной корзины (*r*); появляющаяся изнутри моль может легко оттолкнуть щетинки, в то время как угрожающего врага извне отпугивают жесткие кончики щетинок.

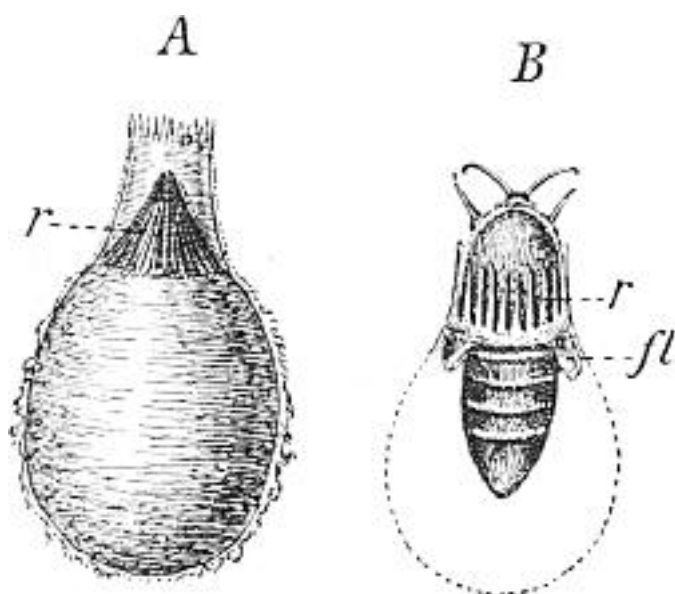


Рис. 33. Кокон императорской бабочки (*Saturnia carpini*) после Резеля. А, закрытая куколка. В, появляющийся на свет мотылек. *r*, изгородь из щетины. *эм*, крылья.

Такой кокон сравним с произведением искусства, в котором каждая часть гармонирует с остальными, и все вместе они как можно лучше приспособлены к своему назначению. И все же все это совершается без того, чтобы гусеница имела хоть малейшее представление о том, к чему она стремится, когда наматывает на себя бесконечную шелковистую нить художественными и точно предписанными витками. У него также нет времени для пробных экспериментов или обучения; он должен выполнять все сложные изгибы и повороты головки, которая прядет нить, и передней части тела, которая направляет нить, совершенно точно и правильно с первого раза, если хочет получить хороший кокон. Здесь исключается всякая возможность интерпретировать этот инстинкт как "унаследованную привычку", поскольку каждая гусеница становится куколкой только один раз; и точно так же невозможно предположить, что ею может руководить разум, поскольку она не может знать ни о том, что вот-вот станет куколкой, ни о том, что на стадии куколки ей будут угрожать враги, которые попытаются силой проникнуть в кокон, ни о том, что изгородь из щетинок защитит ее от таких врагов. Наш единственный ключ к интерпретации лежит в медленном процессе, посредством которого посредством отбора накапливаются мельчайшие полезные вариации примитивного инстинкта прядения; и замечательно видеть, как именно эти способности к прядению адаптируются к конкретным условиям жизни отдельных видов.

Таким образом, есть несколько сатурнид, чьи огромные гусеницы живут на широколиственных деревьях, и они используют большие листья для образования укрытия на стадии куколки, скручивая их вместе так, что кокон по большей части окружен листьями. Но поскольку лист может легко опасть под весом куколки, они прикрепляют черенок листа к веточке, из которой он растет, прочно связывая их вместе широкой, прочной, плотно прилегающей шелковой лентой. Зейтц рассказывает о самой крупной из всех этих блесен, китайской *Attacus atlas*, что эта шелковая оболочка "прикреплена к ближайшей прочной ветке, так что рукой невозможно оторвать листья, скрывающие куколку-Атлас от дерева". Чтобы быть уверенным, эта куколка весит около одиннадцати граммов!

Поскольку инстинкты различаются так же, как и видимые части тела животного, создается точка опоры, с помощью которой отбор может вызвать все эти совершенно особые приспособления к данным условиям, поскольку он всегда сохраняет для размножения

наиболее подходящие вариации уже существующего инстинкта. Любая другая интерпретация снова исключается.

То же самое можно сказать и о насекомых и их яйцекладке. Это тоже во многих случаях делается только один раз в жизни, и насекомое умирает, не успев увидеть плоды своего труда. Тем не менее, откладка яиц осуществляется наиболее эффективным способом и с наибольшей гарантией результата. Кажется, что насекомое, так сказать, точно знало, где, в каком количестве и как оно должно откладывать яйца. Многие поденки (*Ephemera*) сбрасывают яйца все сразу в воду, в которой живут личинки; многие чешуекрылые, такие как *Macroglossa stellatarum*, откладывают яйца поодиночке и на определенные растения — колибри, только что упомянутый бражник, на *Galium mollugo*; другие, такие как *Melitae cinxia*, откладывают яйца кучками на листья хлебного пути (*Plantago media*) или на листья других растений. , как *Agria tau*, на коре большого букового дерева. Ничто в этих различных способах откладывания яиц не является результатом случая или каприза; все определяется и регулируется инстинктом, и все, насколько мы можем видеть, максимально хорошо приспособлено для своей цели. Когда, например, *Macroglossa stellatarum* откладывает яйца поодиночке, или по двое, или по трое, на зеленые листья пищевого растения, это тем самым устраняет опасность нехватки пищи для сравнительно крупных гусениц, поскольку немногие из них могут прокормиться вместе на одном растении *Galium*, в то время как *Agria tau* может отложить несколько сотен яиц на один и тот же ствол бука, не опасаясь, что ее гусеницы не найдут обильной пищи. Точность, с которой срабатывает инстинкт откладывания яиц, еще выше у других видов, к которым предъявляются более особые требования, например, когда яйца приходится откладывать на нижнюю сторону листьев, как у *Vanessa prorsa*, или когда их нужно скрепить в виде небольшого столбика, чтобы они имели обманчивое сходство с зелеными цветочными бутонами пищевого растения (жгучей крапивы).

Безусловно, удивительно, насколько точно стимул в этих случаях направлен на высвобождение инстинкта. В общем, большинству бабочек достаточно запаха пищевого растения гусеницы, и это привлекает самку, готовую отложить яйца, но полное высвобождение инстинкта достигается только визуальным впечатлением от нижней стороны листа. Мы не можем не удивляться тому, что в маленьком мозгу бабочки есть место для таких тонко дифференцированных нервных механизмов, и все же было бы достаточно легко выявить еще более сложные инстинкты, связанные с откладыванием яиц у насекомых. Крупный водяной жук, *Hydrophilus piceus*, откладывает яйца на плавающий плот, сделанный им самим; желчные осы должны сначала проткнуть своим яйцекладом определенную часть определенного растения, чтобы иметь возможность отложить яйца в нужном месте, и это не случайным образом, а с большой осторожностью и совершенно определенным образом. Но нет необходимости ссылаться здесь на многие или на самые сложные случаи яйцекладки; я только хочу показать, что даже в простых случаях, таких, как у бабочек, о которых только что говорилось, существует точно регламентированная комбинация действий, которая выполняется механически и которая не может быть истолкована как унаследованная привычка, потому что это никогда не было привычкой ни у одной особи ни в одном поколении.

Таким образом, не подлежит сомнению, что, по крайней мере, очень многие инстинкты должны зависеть от отбора, и было бы бесполезно идти дальше в этом направлении, распространяя наше исследование на другие группы инстинктов. Однако позже я вернусь к изучению инстинктов, и после того, как мы познакомимся с основными чертами законов наследования, станет ясно, что даже у высших животных инстинкты никогда не могут быть истолкованы в терминах принципа Ламарка.

ЛЕКЦИЯ IX

ОРГАНИЧЕСКОЕ ПАРТНЕРСТВО Или СИМБИОЗ

Раки-отшельники и морские анемоны—Раки—отшельники и гидроидные полипы—Рыбы и морские анемоны—Зеленые пресноводные полипы—Зеленая амба—Морские анемоны и желтые водоросли—Деревья кекропии и муравьи—Лишайники—Корневые грибы—Происхождение симбиоза—Носток и азолла, по—видимому, противоречат происхождению в результате естественного отбора.

Мы уже видели на многих примерах, до какой степени животные и растения способны приспосабливаться к новым условиям жизни; как животные подражают своему окружению в цвете и форме, как инстинкты варьировались во всех направлениях, как растения использовали возможность частого контакта с маленькими животными для получения от них пищи и разработали приспособления, приспособленные для того, чтобы привлечь в свою власть как можно больше из них и заставить их давать им как можно большее количество пищи. Очень многие из них можно было интерпретировать только в терминах естественного отбора, а в других казалось, по крайней мере, весьма вероятным, что отбор был одним из факторов, вызвавших их возникновение.

Особенно ясное доказательство реальности естественного отбора дают те случаи, когда одна форма жизни ассоциируется с совершенно другой настолько тесно, что они зависят друг от друга и не могут жить друг без друга — по крайней мере, в крайних случаях, - и что в результате этой взаимозависимости жизни иногда образуются новые органы и, действительно, новые двойные организмы. Это явление — так называемый "Симбиоз" — было открыто двумя зоркими ботаниками, Антоном де Бари и Швенденером. Но симбиоз происходит не только между растениями; он происходит также между растениями и животными и между двумя видами животных, и мы понимаем под ним партнерскую жизнь, основанную на взаимной выгоде, так что каждый из двух видов дает какое-то преимущество другому и облегчает ему существование. В этом отношении симбиоз отличается от паразитизма, при котором на один вид просто охотится другой, не получая от него никакой выгоды взамен, а также от более невинного комменсализма Ван Бенедена, товарищества за столом, при котором существование одного вида зависит от богато накрытого стола другого. Симбиоз особенно интересен, потому что, в дополнение к крайним случаям с заметной адаптацией, происходит много случаев, которые очень просты и которые, по-видимому, почти не привели к изменениям у двух ассоциированных видов.

Мы возьмем наши первые примеры из Животного царства.

Партнерство между определенными морскими анемонами (*Actiniae*) и крабами-отшельниками (*Paguridae*) было замечено задолго до того, как этому было уделено какое-либо особое внимание. Многие виды раков-отшельников часто носят с собой большую морскую анемону на раковине моллюска, которую они используют в качестве убежища; действительно, два или три из этих красивых полипов с множеством щупалец часто прикрепляются к ним, и это вовсе не случайность, а зависит от инстинкта обоих животных; у них есть чувство принадлежности друг другу. Если у рака-отшельника отобрать актинию и

поместить в дальнюю часть аквариума, краб будет искать ее, пока не найдет, затем схватит клешнями и снова посадит в свой дом. Инстинкт покрывать себя актиниями настолько силен в нем, что он набивает себе столько этих друзей, сколько может добыть, иногда больше, чем хватает места на панцире. Морской анемон, со своей стороны, спокойно подчиняется манипуляциям краба — факт, весьма удивляющий любого, кто осведомлен о обычно чрезвычайной чувствительности анемона к контакту и знает, как он немедленно собирается с силами при любой попытке оторвать его от земли, и часто скорее позволяет разорвать себя на куски, чем уступает дорогу. Взаимные инстинкты этих двух существ, таким образом, приспособлены друг к другу; но на первый взгляд не кажется, что произошли какие-либо структурные изменения в пользу партнерства. Это действительно верно в отношении рака-отшельника, но не в отношении морской анемоны, хотя природа адаптации со стороны морской анемоны становится очевидной только при внимательном наблюдении за совместной жизнью двух животных.

Мы обязаны нашим пониманием этого адаптивного изменения у морской анемоны и, действительно, нашими знаниями обо всем этом случае симбиоза прекрасным наблюдениям Эйсига. Отталкиваясь от гипотезы о том, что взаимоотношения могли быть только результатом естественного отбора, Эйзиг указал, что это партнерство должно давать некоторое преимущество не только одному партнеру, но и обоим; в противном случае оно не могло бы возникнуть в результате отбора. Преимущество морского анемона достаточно очевидно; поскольку само по себе оно может двигаться только очень медленно и обычно прочно закреплено на одном месте, легко видеть, что ему было бы полезно, если бы рак-отшельник носил его по дну моря и получал свою долю пищи рака-отшельника. Но услуга, оказанная раку-отшельнику морской анемоной в ответ, далеко не так очевидна. Эйзиг сделал наблюдение на зоологической станции в Неаполе, которое разрешило эту загадку. Он видел, как осьминог напал на рака-отшельника и попытался вытащить его из панциря концом одной из своих восьми рук. Но прежде чем это удалось, из тела морского анемона выползло большое количество тонких червеобразных нитей, которые перекинулись через руку разбойника, который немедленно отпустил ракообразное и больше не утруждал себя им. Эти нити, называемые аконтиями, густо усеяны стрекательными клетками, которые, по крайней мере, должны вызывать сильную боль на мягкой коже осьминога. Таким образом, мы видим, что актиния инстинктивно защищает своего партнера от нападений, и делает это настолько эффективно, что нам не нужно удивляться, как инстинкт добывать себе актинии мог возникнуть у рака-отшельника. Но аконтия, по-видимому, значительно усилилась в ходе ассоциации морского анемона с крабами-отшельниками, поскольку они встречаются не во всех формах и наиболее высоко развиты у тех, которые живут в симбиозе с ракообразными.

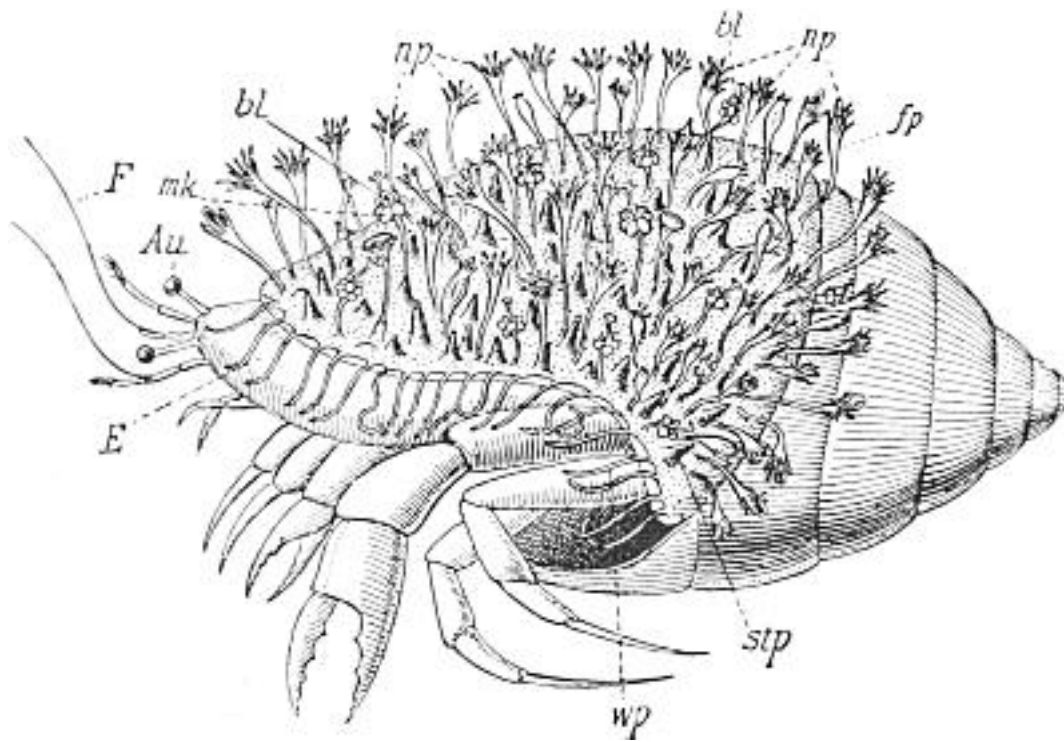


Рис. 34. Рако-отшельник (*E*) внутри панциря брюхоногого моллюска, на котором обосновалась колония *Podocoryne carnea*. Из общего корневища (которое четко не показано) возникают многочисленные питательные полипы со щупальцами (*np*), среди которых более мелкие "бластостильные" полипы с кругом медузообразных почек (*mk*), позвоночноподобные особи (*stp*), а на краю раковины моллюска ряд защитных особей (*wp*). *F*, усики. *Au*, глаза рака-отшельника; слегка увеличены.

В этом случае структурные изменения, превращение брыжеечных нитей, которые встречаются у всех актиний, в метательные аконтии, сравнительно незначительны, но в другом партнерстве между крабами-отшельниками и полипами последние претерпели гораздо более заметную адаптацию. В Неаполе *Eupagurus prideauxii* является одним из самых распространенных раков-отшельников. Он обитает на глубине около ста футов, и рыбаки часто приносят его на Зоологическую станцию в больших количествах. Заимствованная у моллюсков раковина часто содержит небольшой полип, *Podocoryne carnea* (рис. 34), который образует колонии часто из нескольких сотен особей, возникающие из общей корневой системы столонов, покрывающих раковину. Колония полипов состоит из различных видов особей или *personæ*, иллюстрирующих принцип разделения труда: она включает (1) питающихся особей (*np*), которые обладают хоботком, ртом и щупальцами на своих булавовидных телах; (2) гораздо меньших по размеру бластостилей (*bl*), то есть полипов с дегенеративным ртом и щупальцами, которые полностью отданы на производство почек (*mk*), которые затем развиваются в половых животных, мало плавающих в свободном плавании. медузоиды; и (3) защитные элементы в виде твердых шипов (*stp*), под прикрытие которых прячутся мягкие полипы, когда раковина моллюска раскачивается на морском дне под действием наката волн. В дополнение к этим трем различным видам особей или *personæ* существуют также (4) защитные полипы (*wp*) длинной нитевидной формы, густо усаженные стрекательными клетками, но не обладающие ни ртом, ни щупальцами. Сначала можно было бы подумать, что они предназначены для защиты колонии, но это не так; дело в том, что они скорее служат для непосредственной защиты рака-отшельника. На это указывает положение, которое они занимают в колонии; они не распределены равномерно по поверхности, а расположены в ряд по краю, и, действительно, только по краю, который

окружает отверстие раковины моллюска. Здесь эти защитные полипы стоят тесным рядом, иногда спирально сужаясь, иногда свободно свисая над крабом-отшельником, как бахрома. Их функция, как и у аконтии актиниевой, заключается в защите краба, когда враг пытается последовать за ним в укрытие его жилища. Это можно легко продемонстрировать, вытащив рака-отшельника из панциря брюхоногого моллюска и, когда колония снова успокоится, захватив панцирь щипцами и медленно протягивая его через воду. Струя воды, которая затем стекает по раковине, имитирует атаку врага, и немедленно все защищающиеся полипы, как по заданному сигналу, наносят удар сверху вниз и повторяют это три или четыре раза; они отпугивают предполагаемого врага.

У этого вида полипов развилась особая форма особи, занимающая вполне определенное положение в колонии и снабженная особым инстинктом или рефлекторным механизмом, который непосредственно полезен только крабу и, следовательно, в некотором смысле возник для его пользы. Это вполне можно объяснить естественным отбором, поскольку косвенно эти полипы также полезны для колонии, поскольку они защищают своего ценного партнера и, таким образом, дают колонии гидроидов возможность использовать партнерство как для рака-отшельника, так и для себя.

Таким образом, это взаимное расположение удовлетворяет требованию, которое, с селекционистской точки зрения, должно предъявляться ко всему новому — оно должно быть полезным для своего обладателя.

Если спросить, какую услугу рак-отшельник оказывает колонии полипов взамен, ответ будет таков: как и в симбиозе с морскими анемонами, рак-отшельник доставляет полипам пищу, которая также является его собственной. Раки-отшельники питаются всеми видами животной пищи, живой или мертвой, которую они находят на морском дне, а остатки их трапезы достаются полипам. Однажды, без особого намерения, я положил рака-отшельника с колонией полипов в плоский сосуд с морской водой рядом с ярко-зеленой живой губкой. Через некоторое время большинство полипов стали ярко-зелеными; они заполнили себя зелеными клетками губки.

Я не знаю, как еще мы могли бы представить себе происхождение симбиотических инстинктов у таких низших животных, кроме как через передачу и усиление вариаций инстинктов двух партнеров — вариаций, которые сделали их обладателей более способными к выживанию. Раковины моллюсков с тех пор, как они появились, должно быть, служили основой и местом прикрепления колоний полипов; фактически, сегодня мы находим на раковинах моллюсков множество видов колоний полипов, которые не проявляют особой приспособленности к совместной жизни с крабами-отшельниками. Из таких индифферентных ассоциаций в некоторых случаях постепенно должна была развиваться симбиотическая, путем сохранения и приумножения всех полезных вариаций, как инстинктов, так и рефлекторных действий, а также формы и структуры. Я не буду пытаться подробно проследить ход этой эволюции, но очевидно, что развитие защитных полипов и их инстинкта защищать ракообразных нельзя интерпретировать ни как результат какого-либо прямого влияния, ни как эффект использования, а только как полезность этого устройства, зачатки которого — полипы со стрекательными клетками — уже присутствовали. Их увеличение и совершенствование должно быть полностью отнесено к естественному отбору. То же самое происходит и с адаптациями, которые относятся не непосредственно к партнеру-ракообразному, а скорее к расположению полипов на панцире. Остистые выступы, которые защищают более мягкие полипы от раздавливания при перекачивании их волнами по гальке, вряд ли могут рассматриваться как прямой результат этого раздавливания. Но очевидно, что некоторые такие колонии должны были иметь среди своих членов

представителей с более прочным внешним скелетом, и поэтому их было легче раздавить, чем остальные, и это привело бы к их более частому выживанию.

В данном случае у рака-отшельника, по-видимому, не произошло никакой адаптации, но, вероятно, это только кажется; вероятность такова, что он не потерпел бы присутствия колонии полипов на панцире, если бы его инстинкт не вынудил его к этому, точно так же, как инстинкт побуждает его покрываться морскими анемонами и бесстрашно хватать опасное животное, которое, однако, лишь демонстрирует своему партнеру свою более мягкую сторону. Поистине, такие преобразования инстинкта достаточно удивительны, но то, что они должны были произойти благодаря интеллекту, здесь совершенно непостижимо; не остается ничего, кроме естественного отбора.

Хорошо известные отношения между муравьями и тлями являются примером того, что никаких видимых телесных приспособлений не произошло, но что всецело зависит от незначительных модификаций инстинктов. Эти две группы насекомых живут в своеобразном симбиозе, хотя они ни в коем случае не связаны неразрывно друг с другом. Везде, где сильные колонии тли покрывают молодые побеги растения, такого как жгучая крапива, роза или бузина, мы почти всегда находим муравьев, которые осторожно ходят среди вшей, часто в большом количестве, время от времени останавливаясь, чтобы погладить их своими усиками, а затем слизывая сладкий сок из кишечника, который они сейчас выделяют. Дарвин экспериментально показал, что тли сохраняют этот сок, если на месте нет муравьев, и выделяют его только тогда, когда рядом с ними сажают муравьев. В этом заключается доказательство того, что мы снова имеем дело со случаем модификации инстинктов. Этот сок, конечно, не является секретом специальных желез, как это все еще считалось во времена Дарвина, и он не поступает из так называемых "медовых трубочек", расположенных на задней стороне брюшка тли; это просто их экскременты, которые жидкие, как и их пища, и их опорожнение стало инстинктивно связано с присутствием дружественных муравьев.

То, что тли никоим образом не боятся муравьев, само по себе подразумевает изменение их инстинкта, поскольку этих ядовитых насекомых, склонных к укусам, в остальном очень боятся в мире насекомых. Более того, тли, какими бы безобидными они ни казались, не совсем лишены средств защиты, хотя они никогда не используются против муравьев. Других животных, которые приближаются к ним, они забрызгивают липким маслянистым выделением, приготовленным в так называемых "трубочках с медом", о которых уже говорилось, особенно брызгая им в глаза нападающему, так что нападение прекращается.

Конечно, тли понятия не имеют, в чем заключается польза их дружбы для муравьев, но нам нетрудно это обнаружить, поскольку муравьи одним своим присутствием в колонии тлей отпугивают своих врагов. Таким образом, мы видим, что здесь созданы условия для процесса естественного отбора: инстинкт дружелюбия к муравьям вполне полезен, и инстинкт муравьев выискивать тлей и, вместо того чтобы пожирать их, "доить" их, также полезен; это, должно быть, старое приобретение, инстинкт, рано развившийся, поскольку у некоторых видов он зашел так далеко, что тлей приносят в муравьиное гнездо и там (можно сказать) содержат и ухаживают за ними как за домашними животными.

Слейтер сообщает о прекрасном случае симбиоза между двумя животными, и я упоминаю о нем, потому что он касается позвоночного животного, и интеллект имеет к нему какое-то отношение. В окрестностях Батавии на коралловых рифах часто можно встретить крупных желтых морских анемонов с очень многочисленными и сравнительно длинными щупальцами, а небольшая ярко окрашенная рыбка из рода *Trachichthys* пользуется этими лесами, усеянными стрекательными клетками, чтобы укрыться от своих врагов. По-

видимому, их множество, ибо, во всяком случае, в аквариуме маленькая рыбка очень скоро становится жертвой того или иного из них, если только ее не снабдить защитными морскими анемонами. В этом случае он беспечно плавает среди щупалец, и актиния его не жалит, потому что произошло изменение инстинкта как с его стороны, так и со стороны рыбы. Преимущество, которое он получает от рыбы, заключается в том, что последняя приносит большие куски пищи — в аквариум, куски мяса — в рот анемоны. При этом она сама отрывает волокна, и даже если актиния проглотила кусочки слишком быстро, рыба снова вытаскивает их наполовину из пищевода и отдает партнеру только после того, как утолит свой аппетит. В этом случае, опять же, модификация инстинкта является единственной адаптацией, которая была вызвана симбиозом, и ее происхождение кажется трудным для понимания. Как могло случиться, что у рыбы впервые сформировалась привычка класть свою добычу в рот анемону вместо того, чтобы есть ее непосредственно? Хотя во многих случаях трудно угадать зачатки процесса отбора, потому что их едва ли можно обнаружить в накопленных впоследствии вариациях, все же в данном случае мы, возможно, можем представить их себе таким образом: у рыбы была привычка отпускать кусочки пищи, которые нельзя было проглотить целиком, и постоянно нырять за ними, каждый раз отрывая по кусочку. Поскольку морское дно в равнинных местах часто покрыто морскими анемонами, эти кусочки часто опускались на одного из них, который приветствовал их как лакомство и принимался проглатывать, медленно, на свой манер. Затем рыба, должно быть, на собственном опыте убедилась, что ей гораздо легче отрывать маленькие кусочки от куска, который был прочно удержан анемоном, чем от того, который свободно лежал на земле, и это, возможно, заставило ее намеренно сделать то, что сначала было сделано случайно. Но морской анемон, не терпевший вреда от рыбы — более того, его ассоциацией идей, если можно так выразиться, скорее должны были быть маленькие рыбки и неожиданная пища, — не имел причин пускать в нее свои микроскопические стрелы и не делал этого, даже когда рыба пряталась среди щупалец. Эта последняя привычка у рыб развилась бы в инстинкт в результате естественного отбора, поскольку особи, которые чаще всего проявляли ее, были бы лучше всего защищены и, следовательно, в среднем имели бы больше шансов выжить. Следует ли рассматривать доброжелательное отношение анемона к рыбе как проявление инстинкта, остается спорным, поскольку вполне возможно, что каждый отдельный морской анемон склонен к мягкости по поведению рыбы, и поэтому в развитии особого наследственного инстинкта не было необходимости, потому что без него каждый анемон реагировал так, как, скорее всего, обеспечивало его собственное преимущество[7].

[7] С тех пор, как было написано выше, Табличка наблюдала несколько подобных случаев в Красном море. Рядом с анемоном живет маленькая рыбка, *Crambactis aurantiaca*, размером с фут, и не только прячется среди его щупалец, но и остается среди них, когда анемон вытягивает их. Следовательно, эти рыбы должны обладать иммунитетом против стрекательных клеток морской анемоны; и точно так же другой вид рыб, по-видимому, обладает иммунитетом к сильному яду, выделяемому морскими ежами рода *Diadema* с кончиков их шипов, среди которых обитают рыбы. Эти отношения, конечно, больше похожи на одностороннюю адаптацию рыб, чем на настоящий симбиоз, но в случаях, наблюдаемых Слейтером, ответная услуга рыб, по-видимому, оказывается регулярно. Здесь, как и везде в природе, существуют переходные стадии, и односторонние защитные отношения могут постепенно, при благоприятных обстоятельствах, трансформироваться в симбиоз.

То же самое может быть верно и в отношении рыбы, когда речь идет о том, чтобы положить добычу в рот анемону; возможно, в этом нет наследственного инстинкта; это может быть разумное действие, которому каждая особь учится заново в течение жизни.

Конечно, можно было бы возразить против такой интерпретации, что начало процесса, а именно предположение о том, что случайные фрагменты пищи рыбы попадают именно на анемон, очень маловероятно; но однажды я заметил, что плоские камни, омываемые морем на побережье Средиземного моря (недалеко от Аяччо), были так густо покрыты зелеными анемонами, что сначала я принял зеленую поросль за какую-то незнакомую мне морскую траву, пока не вырвал небольшой пучок предполагаемых растений и не идентифицировал их как мягкие щупальца *Anthea cereus*. Анемоны, должно быть, в таком же изобилии водятся в тропических морях Явы, и тонущий обломок часто оказывается в устье одного из них.

Большое внимание и оживленные дискуссии в последние несколько десятилетий были сосредоточены на случаях симбиоза между одноклеточными водорослями и простыми животными. Хорошим примером является наш зеленый пресноводный полип, *Hydra viridis* (рис. 35, A). Его красивый цвет обусловлен хлорофиллом, и долгое время вызывало удивление, что животные могут вырабатывать хлорофилл, который является характерным и фундаментально важным веществом ассимилирующих растений, пока Геза Энц и М. Браун не продемонстрировали, что зелень вообще принадлежит не животному, а одноклеточным зеленым водорослям, так называемым зоохлореллам, которые в большом количестве встроены в клетки энтодермы полипов (рис. 35, zchl). Поскольку эти альгоидные клетки ассимилируются и, таким образом, выделяют кислород, их присутствие полезно для полипа. То, что — как сначала считалось — они также служат пищей для полипа, я считаю весьма вероятным, несмотря на явно противоположные результаты экспериментов такого проникательного наблюдателя, как фон Графф, поскольку я видел, как большое количество этих животных процветало в течение нескольких месяцев и быстро размножалось за счет почкования в чистой воде, которая не содержала никакой пищи. В пользу этой точки зрения также свидетельствуют некоторые наблюдения, которые мы сейчас приведем, над одноклеточными животными, в отношении питания которых обитающими в них зоохлореллами не может быть никаких сомнений.

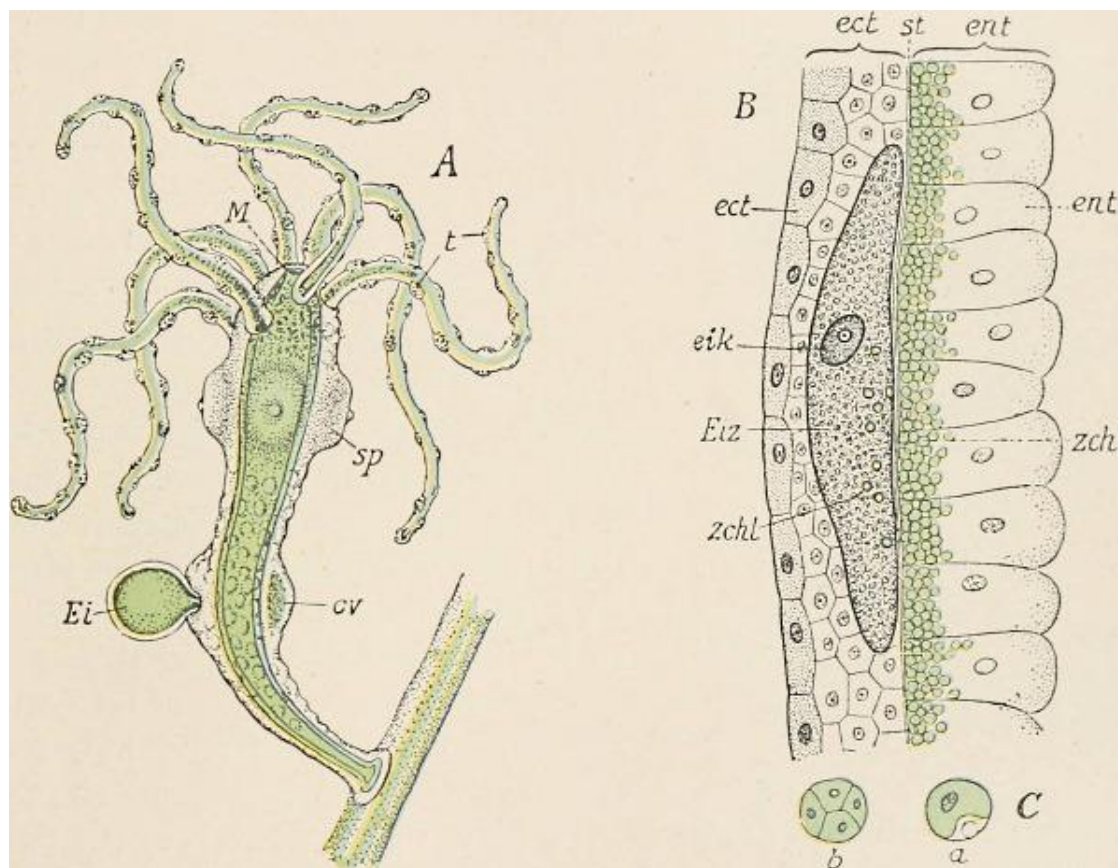


Рис. 35. *Hydra viridis*, зеленый пресноводный полип. А, все животное, сильно увеличено. М, рот. t, щупальца. sp, семенник. яйцеклетка, завязь, оба в эктодерме. Ei, спелая яйцеклетка, уже зеленая, в процессе экстрадирования. После Лейкарта и Нитше.

В, участок стенки тела, о положении яичника в А. Eiz, яйцеклетка, находящаяся в эктодерме (ect), в которой зоохлореллы (zchl), принадлежащие энтодерме (ent), уже мигрировали через поддерживающую среднюю пластинку (st). эйк, ядро яйцеклетки. По Хаманну.

Маленькие водоросли, со своей стороны, находят мирное и относительно безопасное пристанище внутри полипа, и они, по-видимому, не встречаются вне его, по крайней мере, сейчас они не мигрируют извне в организм животного, но передаются как наследственное владение полипов от одного поколения к другому, и очень интересным образом, а именно, посредством яиц, и только ими. Как показал Хаманн, зоохлореллы мигрируют во время формирования яйцеклетки во внешнем слое тела полипа (рис. 35) из внутреннего слоя наружу, проникая через поддерживающий слой между ними (st) и проникая в яйцеклетку (В, Eiz). Они проникают только в яйцеклетку, а не в сперматозоиды, которые в любом случае слишком малы, чтобы их включить. Таким образом, они отсутствуют ни у одного молодого полипа этого вида, и легко понять, почему более ранние экспериментальные попытки вывести бесцветные полипы из яиц никогда не приводили к успеху даже в самой чистой воде.

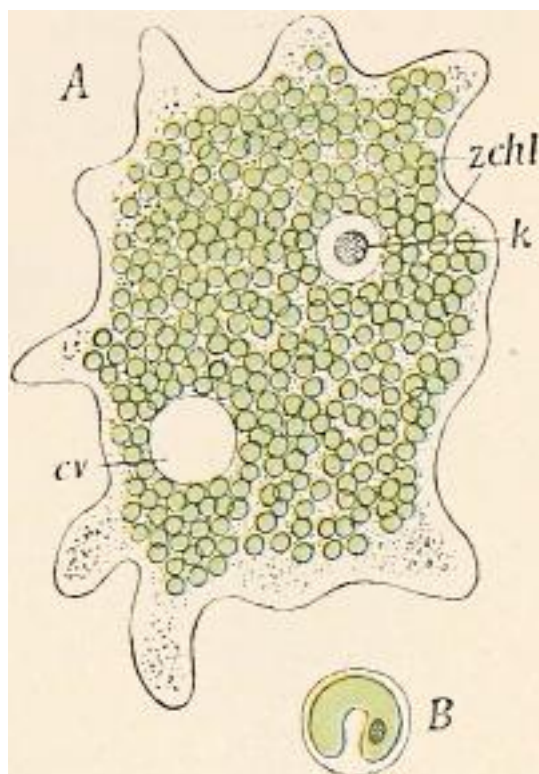


Рис. 36. А, Амба виридис. k, ядро. cv, сократительная вакуоль. zchl, зоохлорелла. В, одиночная зоохлорелла при высокой мощности. По А. Груберу.

Весьма похожие зеленые водоросли живут в симбиозе с одноклеточными животными, как, например, с амбой (рис. 36) и с инфузорией рода *Bursaria*. В Зоологическом институте во Фрайбурге есть живая колония зеленой амбы и зеленой бурсарии, которые прибыли из Америки и были присланы нам несколько лет назад профессором Уайлдером из Чикаго в письме с высушенным сфагнумом, или болотным мхом. Растения были получены из стоячей воды в долине Коннектикут в Массачусетсе. То, что в этом случае зоохлореллы полезны для

животных, внутри которых они обитают, не только выделяя кислород, но и производя пищевые вещества, было доказано А. Грубером, который в течение семи лет разводил два зеленых вида в чистой воде, которая не содержала никаких следов какой-либо органической пищи для них. Тем не менее, они быстро размножились и до сих пор образуют зеленую пену на стенках стакана, в котором они хранятся. Они отмирают только тогда, когда содержатся в темноте, где водоросли неспособны к ассимиляции; тогда одна зеленая клетка за другой ослабевает и исчезает, и, как следствие, их хозяева также умирают по двойной причине - из-за недостатка кислорода и пищи.

Даже в этом случае симбиотически объединенные организмы не остались неизменными. Водоросли, по крайней мере, отличаются от других себе подобных силой сопротивления живой протоплазме животных. Они не перевариваются им, и мы можем заключить из этого, что они обладают каким-то защитным приспособлением против растворяющей способности пищеварительных соков животных; следовательно, они должны были претерпеть некоторые изменения и приспособиться к новой ситуации. Вероятно, их клеточная мембрана стала непроницаемой для продуктов, которые естественным образом переваривали бы их, адаптация, которую нельзя отнести к прямому воздействию или использованию, а только к накоплению появившихся полезных вариаций — другими словами, к естественному отбору. Невозможно установить, имели ли место какие-либо адаптивные изменения со стороны хозяина, будь то полип, амба или инфузория. Ни один из них не изменил своего первоначального образа жизни; они не зависят от питания, обеспечиваемого водорослями, но питаются другими животными, если те попадают им на пути, и они живут в воде, богатой кислородом, как и другие родственные им виды, и, следовательно, не совсем зависят от водорослей в этом отношении; но они могут не больше не иметь своих партнеров, чем свинья может не иметь трихин в своих мышцах.

Подобные растительные клетки, однако не зеленые, а желтые, называемые зооксантеллами, в большом количестве обитают в энтодерме различных морских анемонов и в мягком плазматическом веществе многих радиолярий. В обоих этих случаях мы должны искать пользу, которую они приносят своему хозяину, в выделяемом ими кислороде, поскольку, подобно зеленым зоохлореллам, они расщепляют углекислый газ на свету и выделяют кислород; насколько известно, они больше не встречаются в свободном состоянии, но всегда связаны с хозяином, и поэтому они должны были измениться по строению и приспособиться к условиям симбиоза.

Высшие растения тоже иногда вступают в симбиотические отношения с животными; наиболее примечательным и наиболее известным примером являются отношения между муравьями и определенными деревьями, при которых муравьи защищают деревья, которые взамен предоставляют им и жилище, и пищу. Своими знаниями об этих случаях мы обязаны Томасу Белту и Фрицу Мюллеру, а совсем недавно они были существенно расширены благодаря исследованиям Шимпера.

В лесах Южной Америки растут "имбауба", или канделябры, виды рода *Cecropia*, которые вполне заслуживают своего названия, поскольку их голые ветви вытягиваются, как канделябры, и несут маленькие пучки листьев только на кончиках. Этим листьям угрожают муравьи-листорезы рода *Ecodoma*, которые нападают на многочисленные виды растений в этих регионах, часто десятками тысяч, откусывая листья, разрезая их на куски на земле и унося на спине по частям к своим гнездам. Там они используют их для создания своего рода компостной кучи, на которой легко растут грибы, к которым муравьи очень равнодушны. Канделябр защищает себя от этих опасных грабителей, поскольку он установил связь с другим муравьем (*Azteca instabilis*), который находит безопасное жилище в его поломанном

стволе (рис. 37, А) и питается коричневым соком, который сочится изнутри. На ножке даже есть маленькие ямки, регулярно расположенные в определенных местах (Е), через которые самка *ацтеков* может легко проложить себе путь внутрь. Там она откладывает яйца, и вскоре вся внутренняя часть ствола кишит муравьями, которые слетаются толпами всякий раз, когда дерево встряхивают.

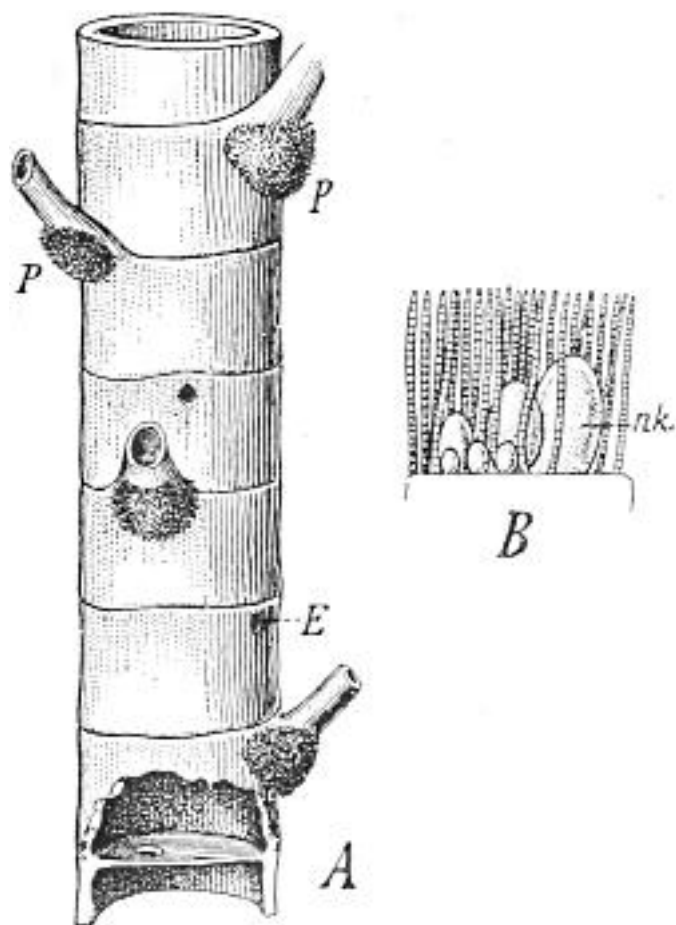


Рис. 37. А, кусок ветки имбаубового дерева (*Cecropia adenopus*) с обрезанными листьями. У основания листьев находятся подушечки для волос (Р). Е, отверстие для связанного муравья (*azteca instabilis*). В, кусочек волосяной подушки с яйцевидными питательными частицами (nk). В честь Шимпера.

Одного этого было бы недостаточно, чтобы защитить дерево от муравьев-листорезов, ибо как могли ацтекские муравьи, живущие внутри, заметить присутствие легко взбирающихся листорезов? Но это предусмотрено, поскольку ацтеки также часто используют внешнюю сторону ствола, и именно там, где атака была бы наиболее губительной, а именно на черешках молодых листьев. В этих местах имеется своеобразная бархатистая подушечка из волос (Р), из которой растут маленькие белые сосочки на ножках (рис. 37, В), которые богаты питательными веществами и не только поедаются муравьями, но и собираются ими самими и уносятся в жилища муравьев, предположительно для кормления их личинок. Таким образом, в данном случае особый орган, особенно привлекающий муравьев, был развит растением в местах, которым особенно угрожает опасность; в то время как что касается муравьев, то, вероятно, требуется изменить только инстинкты питания и среды обитания, поскольку храбрость и жажда битвы присущи всем муравьям, и почти любой вид готов в любое время броситься на любого другого, вторгшегося в его владения.

Следует отметить, что не все канделябры живут в симбиозе с муравьями и поэтому обеспечивают себя средствами защиты от листорезов. Шимпер обнаружил в первобытных лесах Южной Америки несколько видов *Cecropia*, в камерах полого стебля которых никогда не было муравьев. Но у этих видов не было питательных подушек у основания стебля листа; эти приспособления для привлечения и сохранения присутствия муравьев-партнеров полностью отсутствовали. Действительно, только один вид, *Cecropia peltata*, создал эти своеобразные структуры, и, поскольку они не имеют прямого применения для дерева, мы должны сказать, что он создал их только для муравьев. Здесь, опять же, естественный отбор, должно быть, постепенно привел к развитию этих питательных подушечек, хотя пока мы не знаем, каково могло быть начало этого процесса. Происхождение этих подушек ни в коем случае нельзя связывать с каким-либо прямым влиянием условий окружающей среды.

Теперь мы можем перейти к ассоциации двух видов растений, наиболее известной и, вероятно, наиболее полной иллюстрацией которой являются лишайники. Еще около двадцати лет назад лишайники, которые в столь разнообразных формах покрывают кору деревьев, камни и утесы, рассматривались как простые растения, подобные цветковым, папоротникам или мхам; и многие лишенологи занимались точным систематическим выделением примерно тысячи видов, каждый из которых можно было так же точно классифицировать по форме, цвету, среде обитания и мельчайшему строению, как и любой другой вид растений. Затем Де Бари и Швенденер обнаружили, что лишайники состоят из двух видов растений, грибов и водорослей, настолько тесно связанных друг с другом и адаптированных друг к другу, что, соединяясь, они всегда принимают одну и ту же специфическую форму.

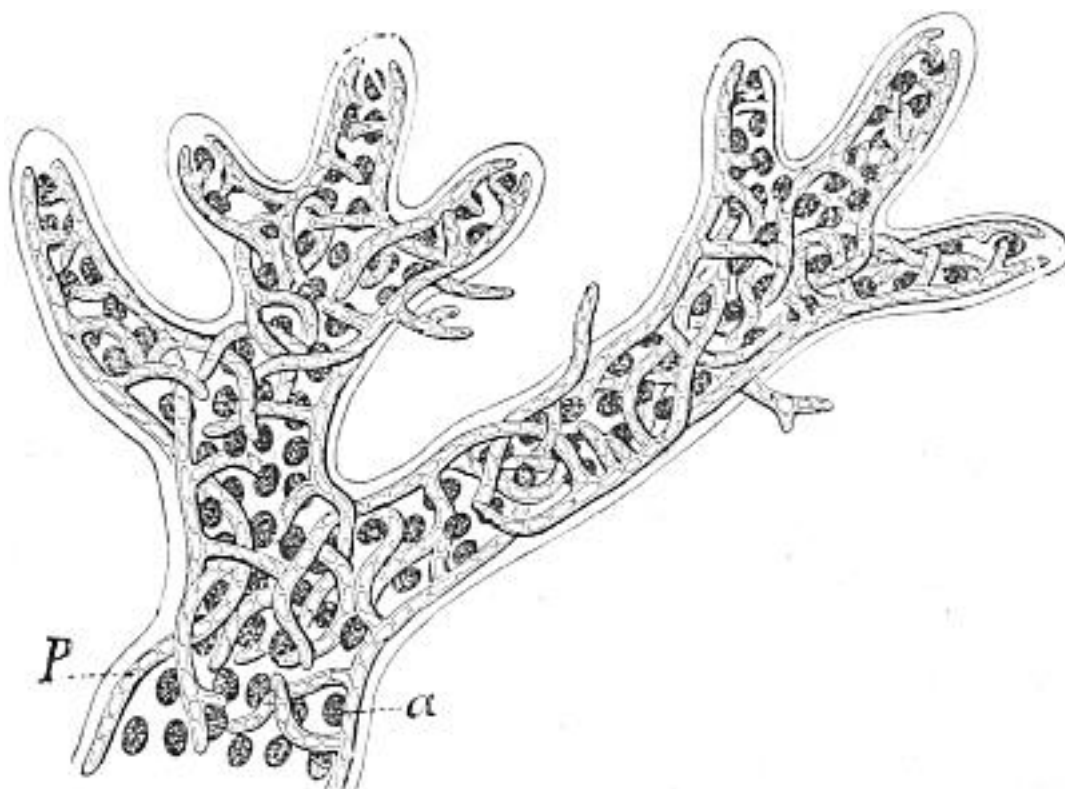


Рис. 38. Фрагмент лишайника (*Ephedra kernerii*), увеличенный в 450 раз. *a*, зеленые клетки водорослей. *P*, грибвидные нити. По Кернеру.

Каркас, а следовательно, и самая большая часть, определяющая форму лишайника, образуется благодаря грибку (рис. 38). Бесцветные нити гриба разветвляются определенным образом в зависимости от вида гриба, и в сети пространств, оставленных этим

разветвлением, зеленые водорослевые клетки (а) лежат поодиночке, рядами или группами. Гриб размножается множеством мельчайших спор, которые он периодически производит, и они разносятся по воздуху при разрыве спорангий и уносятся ветром в виде мелкой пыли; водоросль размножается просто путем постоянного деления на две части, но она также, как и весь лишайник, может пережить высыхание и, распавшись на части, также разносится по воздуху в виде микроскопической пыли.

Партнерство двух растений основано на взаимной выгоде; гриб, как и все грибы, не содержит хлорофилла и поэтому не может разлагать углекислый газ или вырабатывать собственные органические продукты питания; он получает их из водорослей. Водоросль имеет в сети гриба надежное укрытие и основу прикрепления, поскольку гриб способен проникать в кору деревьев и даже в камни; кроме того, он поглощает воду и соли и снабжает ими водоросль-партнера. Мы здесь видим взаимную выгоду, получаемую от партнерства, которое на самом деле является чрезвычайно тесным. Споры гриба, посеянные сами по себе, прорастают и развивают несколько разветвлений грибовидных гифов, так называемый мицелий, но без необходимой водоросли-партнера они остаются слабыми и вскоре отмирают. Водоросли, с другой стороны, в некоторых случаях, хотя и не во всех, могут выживать без гриба, если им обеспечить необходимые условия для их жизнедеятельности, но в сочетании с грибом они растут иначе и более пышно.

Один и тот же вид водорослей может быть обнаружен связанным с разными видами грибов, и тогда каждое объединение образует отдельный вид лишайника определенного и характерного внешнего вида; Шталю даже удалось искусственно вывести новые виды лишайников, приведя споры лишайнообразующего гриба в контакт с клетками водорослей, с которыми они никогда не были связаны в свободной природе.

Наиболее примечательной чертой этой замечательной ассоциации, как мне кажется, является формирование общих репродуктивных органов — адаптация, перед лицом которой должны исчезнуть все сомнения относительно теории отбора. Периодически в веществе лишайника развиваются мелкие тельца, так называемые соредии, каждое из которых состоит из одной или нескольких водорослевых клеток, окруженных нитями гриба и удерживаемых вместе. Когда они развиваются в большом количестве, они образуют мучнистую пыль над материнским лишайником, которая "распадается" и оставляет их, подобно спорам гриба, уносимыми ветром. Если они произрастают на благоприятной почве, то ничего больше не требуется, кроме внешних условий развития, света, тепла и воды, чтобы лишайник мог вырасти заново. Огромное преимущество сохранения "вида" очевидно, поскольку, когда среди лишайников происходит размножение обычным методом, споры гриба, даже если они упали на хорошую почву, могут развиваться в новый лишайник только в том случае, если им случайно попадет подходящая водоросль-партнер.

Очевидно, что при формировании соредии должно быть большое преимущество для вида, или, скорее, "для двух видов", для грибов, а также для водорослей - выгода от такого расположения, которое обеспечивает продолжение партнерства. Однако было неспроста, что двойной организм так долго рассматривался как простой вид в естественноисторическом смысле, *ибо так оно и есть на самом деле*, хотя он возник способом, совершенно отличным от обычного происхождения видов. Как мы знаем виды, которые состоят только из отдельных клеток, и другие, которые состоят из множества клеток, дифференцированных по-разному и образующих клеточное сообщество или "особь", и, наконец, другие, которые состоят из сообщества разнородно дифференцированных особей, составляющих "запас"; так и в лишайниках мы видим, что даже разные виды могут объединяться, образуя новое физиологическое целое, жизненную единицу, особь высшего

порядка. Когда в начале этих лекций я сказал, что теория эволюции теперь уже не является простой гипотезой и что в ее общей истинности больше не может сомневаться ни один человек, знакомый с имеющимися фактами, я имел в виду, среди прочих фактов, особенно симбиоз, и прежде всего случай с лишайниками.

Существует много других интересных случаев симбиоза между двумя различными видами растений, и одна сторона этого партнерства представлена грибами в относительно большом количестве экземпляров. Причину искать недалеко: грибы всегда должны зависеть в своей пище от других растений; они, должно быть, паразитируют, потому что сами не могут производить необходимые им органические вещества. Следовательно, они должны каким-то образом ассоциироваться с другими организмами, живыми или мертвыми, и, как правило, они просто охотятся на своего партнера, высасывая его соки и убивая его. Но во многих случаях они могут оказывать ответные услуги, и, как мы видели в случае с лишайниками, тогда может возникнуть симбиоз. Грибы вообще обладают способностью обнаруживать и поглощать малейшие следы воды в почве, а вместе с ней они поглощают соли, необходимые растению, и в этом, по-видимому, заключается услуга, которую они способны оказать даже крупным растениям, закрепившимся глубоко в земле, таким как кустарники и деревья. Корни многих наших лесных деревьев, например бука, дуба, ели, серебристого тополя и кустарников, таких как ракитник, вереск и рододендроны, густо опутаны сетью грибовидных нитей, и только что указанные взаимоотношения существуют между ними и рассматриваемыми растениями (рис. 39, А и Б). Растения отдают грибам некоторый вклад из избытка своих пищевых продуктов и получают взамен воду и соли, которые особенно ценны во время засухи. Возможно, есть какая-то связь между этим и тем фактом, что лаймы так быстро увядают и теряют листья во время сильной летней жары; на этих и многих других наших деревьях нет корневых грибов или микоризы.

Поэтому легко понять, что подлинный "симбиоз", возможно, возник из паразитизма. Но то, что это не единственный путь, ведущий к симбиозу, показывают случаи симбиоза животных, которые мы уже обсуждали.

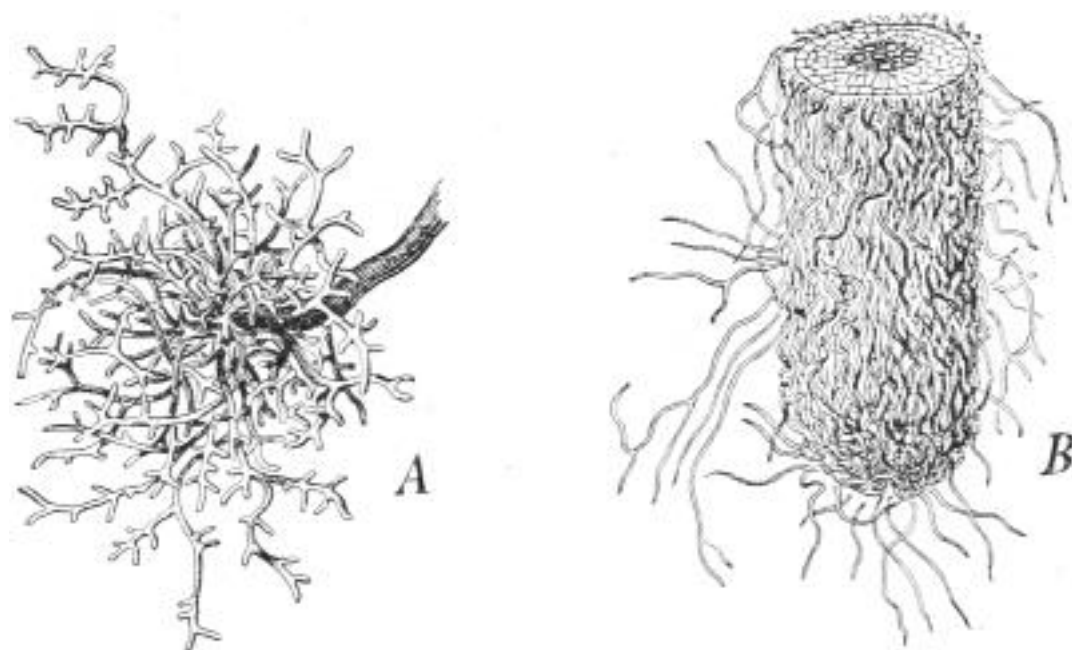


Рис. 39. А, фрагмент корня серебристого тополя с оболочкой из симбиотических грибовидных нитей (мицелия); по Кернеру. В, верхушка букового корня, с плотно обволакивающей оболочкой мицелия; увеличена в 480 раз.

Партнерство между полипами и крабами-отшельниками, возможно, возникло в результате одностороннего комменсализма, поскольку полипы, обосновавшиеся на раковинах моллюсков, которыми часто пользовались раки-отшельники, получали лучшее питание, чем те, которые обосновались на камнях. До сих пор существуют виды, которые используют оба способа расселения. Затем последовала адаптация ракообразных к полипу, ибо, во-первых, лучше всего процветали те раки-отшельники, которые терпели присутствие полипа; затем те, которые искали его присутствия, то есть отдавали предпочтение раковинам, покрытым полипами; и, наконец, те, которые не принимали других и даже сами прикрепляли к нему актинию, если ее случайно удаляли. Интеллект вообще не нужно принимать во внимание в этом вопросе, даже в случае с крабом-отшельником. Нам стоит только вспомнить сложные инстинкты, проявляющиеся только раз в жизни, которые заставляют шелкопряда и императорскую моль создавать свои эффективные коконы. Развитие инстинкта прядения может быть вызвано только естественным отбором, поскольку насекомое могло не иметь представления о полезности своего действия, и то же самое верно в случае с морскими анемонами или гидроидными полипами и крабом-отшельником. Морской анемон совершенно не осознает, что защищает своего партнера, рака-отшельника, когда набрасывает свою жалящую аконтию на любое нарушение спокойствия, и рак-отшельник в равной степени не осознает, что морской анемон способствует его безопасности; оба животных действуют совершенно бессознательно, чисто инстинктивно, и происхождение этих инстинктов, на которых основан симбиоз, должно быть связано не с разумной деятельностью, ставшей привычной, а только с выживанием наиболее приспособленных.

Согласно принципу естественного отбора, не может возникнуть ничего, кроме того, что прямо или косвенно полезно его обладателю. Тем не менее, есть случаи, когда создается впечатление, что возникло нечто такое, что было бесполезно не для вида, у которого появилась вариация, а только для вида, защищенного ею. Так обстоит дело с замечательным симбиозом водорослей семейства Ностоковых и плавающего, похожего на мох водяного папоротника *Азоллы*. Это растение, по внешнему виду почти похожее на ряску, имеет на нижней поверхности листьев крошечное отверстие, ведущее в относительно просторную, поросшую волосками полость, и в этой полости всегда находится заключенная в желе голубовато-зеленая одноклеточная водоросль, *анабена*. Полость присутствует в каждом листе, и водоросли присутствуют в каждой полости, пробираясь внутрь из отложений водорослевых клеток, которые находятся на загнутой верхушке каждого молодого побега. Как только молодой лист *азоллы* раскрывается из бутона, он получает свои *анабенические* клетки из этого отложения, и никто еще не нашел ни веточек, ни листьев, свободных от водорослей. Но никому не удалось обнаружить какую-либо выгоду, полученную *Azolla* от этого партнерства.

Это выглядит как противоречие теории отбора, но остается возможность того, что водоросль *Azolla* приносит какую-то пользу, хотя мы пока не можем этого увидеть. Существует также вероятность того, что полость - это орган, который использовался растением в более раннее время, возможно, как ловушка для насекомых, но теперь потерял свое значение и используется водорослями как место обитания. Этому, однако, противоречит замечательное распространение четырех известных видов *азоллы*. Два из них широко распространены в Америке; третий обитает в Австралии, Азии и Африке; четвертый в районе Нила: у всех четырех есть полости в листьях, и у всех этих форм полости населены одним и тем же видом *Анабæна*. Это указывает на то, что листовая полость и партнерство с водорослями, должно быть, возникли в глубокой древности; симбиоз должен датироваться временем до того, как четыре современных вида *Azolla* отделились от единственного родительского вида. Но ни один рудиментарный орган, то есть орган, бесполезный для самого растения, не сохранился

бы в течение такого длительного периода времени, как мы увидим позже, поскольку бесполезные органы исчезают с течением веков. Поскольку полость еще не исчезла, мы можем предположить с некоторой вероятностью, что она полезна растению, будь то с помощью *Анабены* или каким-либо другим неизвестным способом. Приводить довод против реальности процессов отбора на основании нашего незнания того, в чем может заключаться это преимущество, было бы столь же неразумно, как если бы, несмотря на наш опыт, что камни тонут в воде, мы предположили о конкретном камне, который мы не видели тонущим, потому что он был скрыт от нашего взора кустами, что, возможно, он не утонул, а был способен плавать.

ЛЕКЦИЯ X

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТОВ

Введение—Предшественники Дарвина—Опыление ветром—Расположение цветов для обеспечения перекрестного оплодотворения—Шалфей, Педикулярис—Цветы, посещаемые мухами—Аристолохия—Пингвикула—Дафна—Орхидеи—Цветы образуются в результате адаптаций—Рот—части насекомых—Хоботок бабочек—Рот—части таракана-пчелы—Пыльцевые корзинки пчел—Происхождение цветов—Привлечение насекомых цветом—Ограничение посещаемой территории—Возражение Нагели теории отбора—Другие интерпретации исключены —*Viola calcarata*—Сохранились только те изменения, которые полезны для их владельцев—Обманчивые цветы—Циприпедиум—Орхидная поллиния—Случай с юкковой молью—Относительное несовершенство адаптаций говорит в пользу их происхождения в результате естественного отбора—Похитители меда.

Когда один вид настолько тесно связан с другим, что ни один из них не может жить какое-либо время иначе, как в партнерстве, это, безусловно, пример далеко идущей взаимной адаптации, но существуют бесчисленные случаи взаимной адаптации, при которых, хотя в одном и том же месте нет общей жизни, тем не менее первая форма жизни приспосабливается к особенностям второй, а вторая - к особенностям первой. Один из самых красивых и, в отношении естественного отбора, наиболее поучительных из этих случаев иллюстрируется отношениями между насекомыми и высшими растениями, отношениями, которые возникли из того факта, что у многих насекомых вошло в привычку посещать цветки растений ради пыльцы. В этой связи теория отбора сделала самые неожиданные и в высшей степени интересные открытия, поскольку она сообщила нам, как возникли цветы.

В прежние времена красота, великолепие красок и благоухание цветов рассматривались как явления, созданные на радость человечеству, или как результат бесконечной творческой силы Матери-природы, которая любит буйство форм и красок. Не позволяя омрачить наше удовольствие от всей этой многообразной красоты, мы должны в наши дни сформировать совершенно иное представление о том, каким образом были созданы цветы. Хотя здесь, как и везде в Природе, мы не можем вернуться к первопричинам, все же мы можем показать, опираясь на весьма убедительные доказательства, что цветы иллюстрируют реакцию растений на визиты насекомых и что они в значительной степени были вызваны этими визитами. Там действительно могли бы быть соцветия, но не было бы цветов, то есть

соцветий с крупными, окрашенными наружными частями, с ароматом и нектаром внутри, если бы насекомые не добывали соцветия в течение долгих веков. Цветы - это приспособление высших цветковых растений к посещениям насекомых. Теперь в этом не может быть никаких сомнений, поскольку — благодаря многочисленным и очень подробным исследованиям небольшого числа выдающихся деятелей — нам не нужно только предполагать это, мы можем доказать это со всей достоверностью, какую только можно пожелать. Взаимная адаптация насекомых и цветов представляет собой один из самых ярких примеров способа действия и силы естественного отбора, и поэтому этот случай нельзя опустить в лекциях по теории происхождения.

То, что пчелы и многие другие насекомые посещают цветы ради нектара и пыльцы, было известно людям с очень давних времен. Но этот факт сам по себе только объясняет, почему у этих насекомых произошла адаптация к посещению цветов, позволяющая им, например, доставать нектар из глубоких трубочек венчика или нагружать себя большим количеством пыльцы и переносить ее в свои ульи, как это происходит в случае с пчелами. Но что заставляет растения производить нектар и предлагать его насекомым, если для них самих он бесполезен? И далее, что побуждает их облегчать насекомым добычу, делая их цветы видимыми издалека благодаря их яркой окраске или испуская поток аромата, который даже ночью направляет посетителей к ним?

Еще в конце восемнадцатого века вдумчивый и дальновидный берлинский натуралист Кристиан Конрад Шпренгель сделал большой шаг к ответу на этот вопрос. В 1793 году он опубликовал статью под названием "Недавно открытый секрет природы в строении и оплодотворении цветов"[8], в которой он совершенно правильно распознал и истолковал великое множество замечательных приспособлений цветов к посещениям насекомых. К сожалению, ценность этих открытий не была оценена во времена самого Шпренгеля, и его работе пришлось ждать признания более полувека.

[8] *Das neu-entdeckte Geheimniss der Natur im Bau u. der Befruchtung der Blumen*, Berlin, 1793.

Шпренгель был полностью во власти идеи о премудром Творце, который "не создал ни единого волоска без умысла", и, руководствуясь этой идеей, он пытался проникнуть в значение многих мелких деталей в строении цветов. Таким образом, он признал, что волоски, покрывающие нижнюю поверхность лепестков лесной журавли (*Geranium sylvaticum*), защищают нектар цветка от разбавления дождем, и он сделал вывод, достаточно правильный, хотя и далекий от наших современных представлений о непосредственно действующей причине, что нектар предназначался для насекомых.

На него также произвел впечатление тот факт, что небесно-голубой венчик незабудки (*Myosotis palustris*) имеет красивое желтое кольцо вокруг входа в трубочку венчика, и он истолковал это как средство, с помощью которого насекомым указывали путь к нектару, который скрыт в глубине трубочки.

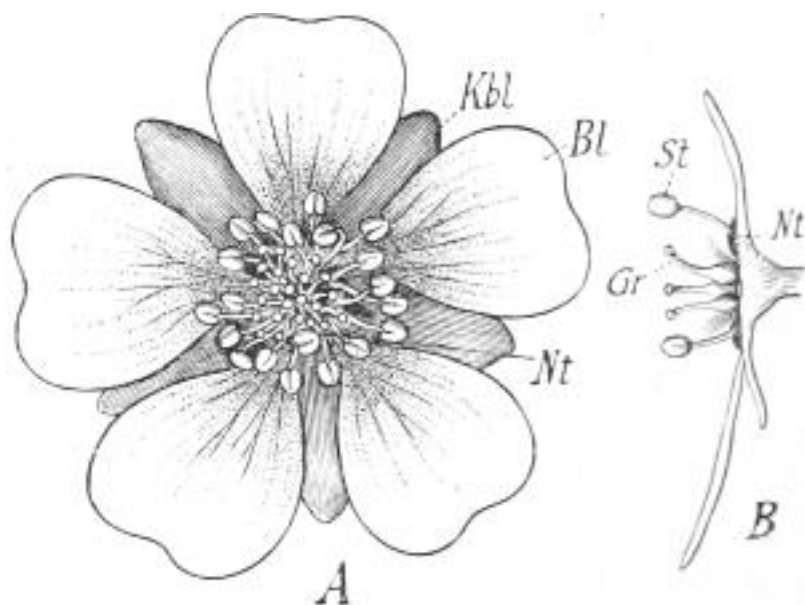


Fig. 40. *Potentilla verna*, after Hermann Müller. A, вид сверху. Kbl, чашелистики. Bl, лепестки. Nt, нектарники у основания тычинок. B, разрезать цветок насквозь. Gr, рыльце. St, тычинка. Nt, нектар.

Теперь мы знаем, что такие "медоносы" присутствуют на большинстве цветов, посещаемых насекомыми, в виде пятен, линий или других отметин, обычно бросающихся в глаза, то есть цвета, контрастирующего с основным цветом цветка. Таким образом, у видов ириса правильные дорожки из коротких волосков ведут к месту, где находится нектар. У весенней лапчатки (*Potentilla verna*) (рис. 40) желтые лепестки (A, Bl) становятся ярко-оранжево-красными к основанию, и это указывает путь к нектарникам, которые лежат у оснований тычинок (st) и защищены волосками, так называемыми "нектарными покровами" (*Saftdecke*) Шпренгеля, от смывания дождем.

Признание медоносов привело Шпренгеля к идее, что общая окраска цветка в широком масштабе влияет на то, что медоносы делают более детально — это привлекает внимание пролетающих насекомых к месту нахождения нектара; более того, он сделал важный шаг вперед, признав, что есть цветы, которые не могут оплодотворять сами себя, на которых насекомое в поисках меда покрывает себя пыльцой, которая затем стирается с рыльца следующего посещенного цветка, и таким образом осуществляется оплодотворение. Он продемонстрировал это не только на ирисе, но и на многих других цветах и пришел к выводу, что "Природа, по-видимому, не желала, чтобы какой-либо цветок оплодотворялся его собственной пыльцой". Теперь нам ясно, насколько Шпренгель был близок к полному решению проблемы, поскольку он даже обнаружил, что многие цветы, такие как *Hemerocallis fulva*, оставались бесплодными, если их посыпать их собственной пыльцой.

Даже многочисленных экспериментов этого замечательного немецкого ботаника К. Ф. Гертнера, хотя они продвинули дело дальше, было недостаточно для того, чтобы полностью прояснить отношения между насекомыми и цветами; для этого была необходима основа теории происхождения и отбора. Здесь, опять же, Чарльзу Дарвину предстояло проложить путь там, где и современники, и предшественники шли вслепую, ощупью. Он признал, что в целом самооплодотворение невыгодно для растений; что они дают меньше семян и что из них получаются более слабые растения, чем при перекрестном оплодотворении; что, следовательно, те цветы, которые расположены так, чтобы обеспечить перекрестное

оплодотворение, имеют преимущество перед теми, которые самоопыляются. У многих видов, как уже указывал Шпренгель, самооплодотворение приводит к фактическому бесплодию; лишь немногие растения так же плодovиты собственной пылью, как пылью другого растения; и Дарвин считал, что у всех цветковых растений необходимо скрещивание с другими того же вида, по крайней мере время от времени, если они не хотят вырождаться.

Таким образом, преимущество, которое цветы извлекают из посещений насекомых, заключается в том факте, что насекомые играют важную роль в перекрестном оплодотворении цветов, и теперь мы можем понять, как растение могло изменяться в манере, благоприятной для посещения насекомыми, и демонстрировать приспособления, которые служат исключительно для облегчения этих посещений; мы понимаем, как было возможно разработать среди цветов бесконечное количество приспособлений, которые служили исключительно для привлечения насекомых, и даже как с той же целью незначительные соцветия древнейших фанерогам должны были превратиться в настоящие цветы.

Однако мы не должны воображать, что очевидно важное скрещивание особей растений, обычно называемое "перекрестным опылением", может быть осуществлено только с помощью насекомых. В прежние времена существовало множество растений, и до сих пор существует целый ряд, в которых перекрестное оплодотворение осуществляется по воздуху ветром; это анемофильные или опыляемые ветром покрытосеменные растения.

К ним относится большинство сережконосцев, таких как орешник и береза, а также злаки и осока, конопля и хмель и так далее. У этих растений нет настоящего цветка, а только неприметный соцветие, без ярко окрашенных внешних оболочек, без аромата или нектара; все они имеют гладкие пыльцевые зерна, которые легко разделяются на мелкую пыль и уносятся ветром до тех пор, пока случайно не упадут далеко от места своего происхождения на рыльце женского цветка.

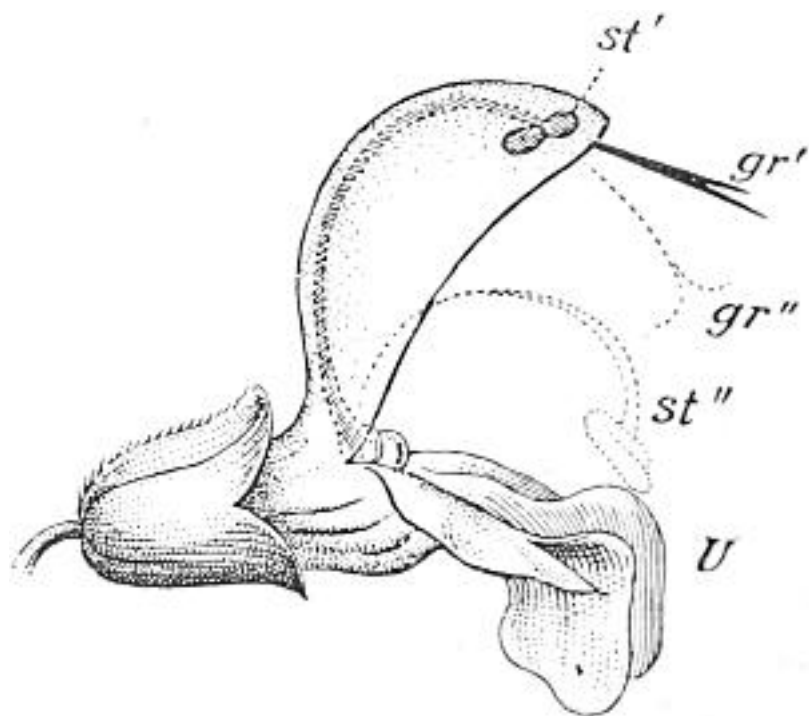


Рис. 41. Цветок лугового шалфея (*Salvia pratensis*), в честь Х. Мюллера. *st'* незрелые пыльники, скрытые в "шлеме" цветка. *st*, зрелый пыльник опущен. *gr'*, незрелое клеймо. *gr*, зрелое клеймо. *U*, нижняя губа венчика, посадочная площадка для пчелы.

Однако гораздо большее количество фанерогамов, особенно все наши местные "цветы", как правило, удобряются насекомыми, и удивительно видеть, какими разнообразными способами, часто высокоспециализированными, они приспособились к посещению насекомых. Таким образом, есть цветы, на которых нектар лежит открыто для обозрения, и на них могут полакомиться всевозможные насекомые; есть другие, на которых нектар несколько более скрыт, но все же его легко найти и добраться до насекомых с короткими ротовыми органами, например, крупные цветы, цветущие днем и несущие много пыльцы, как у магнолий. Их называли цветами-жуками, потому что их особенно часто посещают любящие мед длиннорogie.

Другие цветы, цветущие днем, особенно приспособлены для оплодотворения с помощью пчел; они всегда красиво окрашены, часто синего цвета; они ароматны и содержат нектар глубоко внутри цветка, куда его можно достать только сравнительно длинным хоботком пчелы. Различное расположение цветков гарантирует, что пчела не сможет наслаждаться нектаром, не осуществляя в то же время перекрестного опыления. Так, тычинки шалфея лугового (*Salvia pratensis*) сначала скрыты в шлемообразной верхней губе цветка (рис. 41, *st*), но ниже на стебле у них имеется короткий, похожий на ручку отросток, который поворачивает пыльцесодержащий пыльник вниз (*st*), как только его отодвигает вторгшееся насекомое. Затем пыльцевые мешочки ударяют вниз по спинке пчелы и покрывают ее пыльцой. Когда пчела посещает другой, более зрелый цветок, длинный пучок, который сначала был скрыт внутри шляпки, загибается вниз (*gr*) и теперь находится прямо перед входом в цветок, так что пчеле приходится стряхивать часть пыльцы, покрывающей ее тыльную сторону, на рыльце, и таким образом происходит оплодотворение.

Есть и другие цветы, специально приспособленные для визитов смиренных пчел, как, например, *Pedicularis asplenifolia*, папоротниколистная вошь-зверобой, растение из высоких Альп (рис. 42). Первое, что поражает нас в этом растении, - густо покрытый хохолками волосистой покров на чашечке (*k*), который служит для отпугивания от цветка маленьких бескрылых насекомых; затем следует странное левостороннее скручивание отдельных цветков, нижняя губа которых позволяет только сильному насекомому, такому как скромная пчела, получить доступ слева к трубке венчика (*kr*), в глубине которой скрыт нектар. Пока пчелка всасывает нектар, она покрывается пыльцой с пыльников, которая при прикосновении рассыпается в пыль, и когда она проникает во второй цветок, ее припудренная спинка сначала соприкасается с рыльцем пестика (*gr*), которое выступает из удлинённой клювовидной нижней губы, обсыпая его пыльцой первого посещенного цветка. Бабочки и пчелы поменьше не могут украсть этот цветок; это исключительно цветок скромной пчелы.

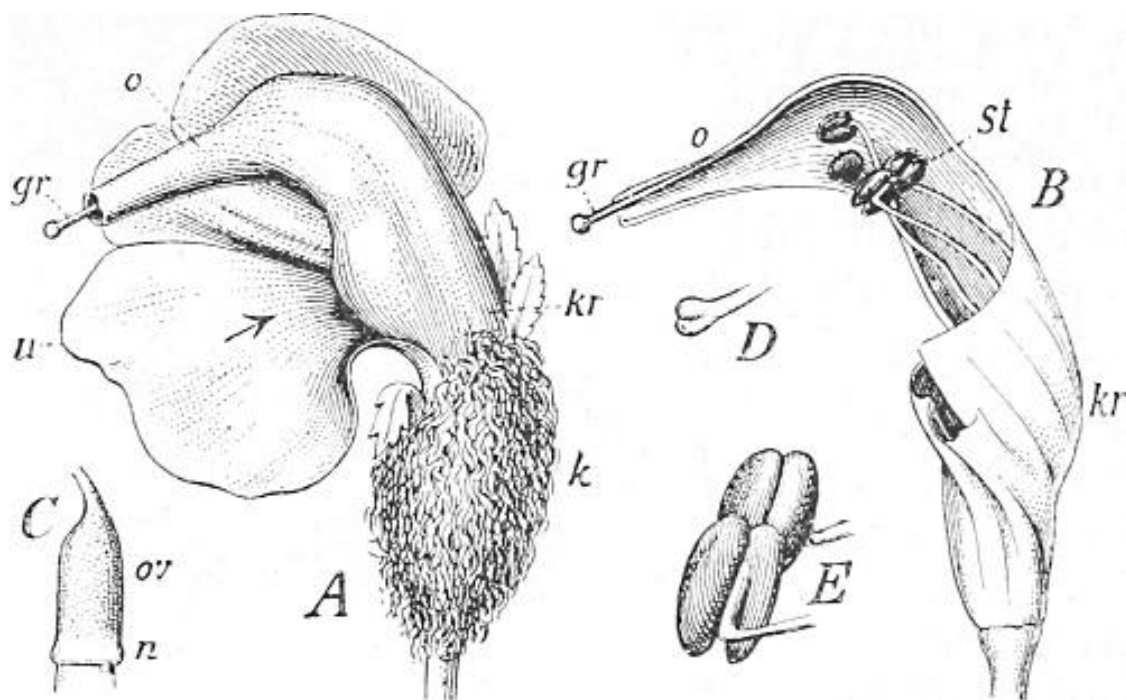


Рис. 42. Вьюнок альпийский (*Pedicularis asplenifolia*). А, цветок, видимый с левой стороны, увеличен в три раза; стрелками показан путь, по которому проникает пчелка. В, тот же цветок, видимый слева, после удаления чашечки, нижней губы и левой половины верхней губы. С, завязь (ov), нектар (n) и основа вкуса. D, острие стили, с клеймом. E, два пыльника, повернутых друг к другу. о, верхняя губа. u, нижняя губа. gr, стиль. св., пыльники. kr, венчик-трубка. k, чашечка.

Таких цветов немало, приспособленных для очень ограниченного круга посетителей, и во всех из них мы находим приспособления, закрывающие вход для всех, кроме тех, кого мы могли бы назвать желанными насекомыми; иногда есть подушечки из щетинок, которые не позволяют маленьким насекомым подкрадываться снизу, или наклонное расположение цветка препятствует их проникновению со стебля; иногда длина и узость трубки венчика или глубокое и скрытое расположение нектара позволяют только разумным насекомым находить сокровище.

Очень замечательны те цветы, которые приспособлены к посещению мухами, ибо они в нескольких отношениях соответствуют особенностям этих насекомых. Во-первых, мухам нравятся разлагающиеся вещества и издаваемые ими запахи, и поэтому цветы, перекрестное оплодотворение которых зависит от мух, приобрели тусклый и уродливый цвет разложения и издают неприятный запах. Но мухи также пугливы и беспокойны, кружат то туда, то сюда, и их нельзя отнести к числу "постоянных" насекомых-посетителей, то есть они не посещают постоянно один и тот же вид; следовательно, очевидно, что они могут легко унести пыльцу без какого-либо полезного результата. Более того, их интеллект находится на низком уровне, и они не ищут нектар с той настойчивостью, которую проявляют пчелы и смиренные пчелки. Поэтому неудивительно обнаружить, что многие цветы, приспособленные для посещения мухами, устроены так, что они задерживают своих посетителей до тех пор, пока те не выполнят свой долг, то есть пока они не осуществят или, по крайней мере, не начнут процесс перекрестного опыления.

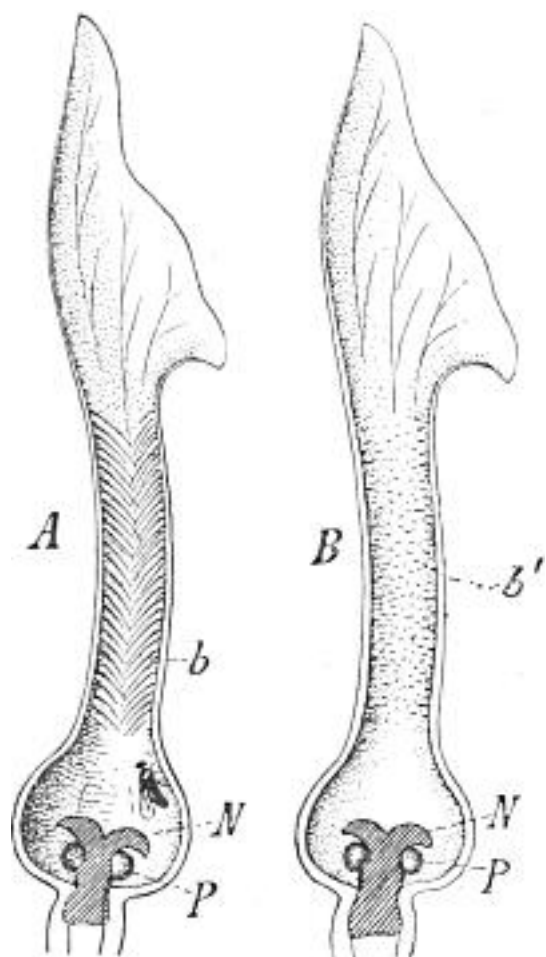


Рис. 43. Цветок родильницы (*Aristolochia clematitis*), разрезанный пополам. А, перед опылением мелкими мухами. *b*, щетинки. В, после опыления. *P*, масса пыльцы. *N*- рыльце, *b* - щетинки. *b*, их останки. After H. Müller.

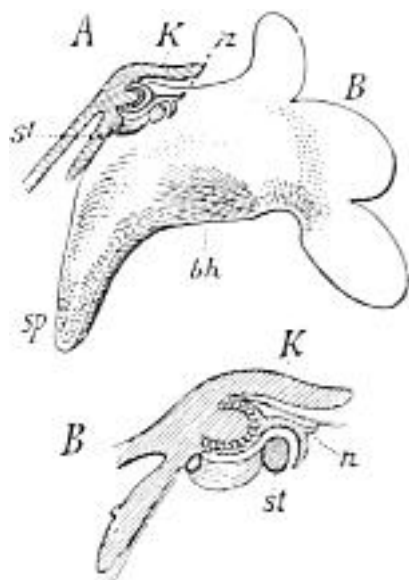


Рис. 44. Масленница альпийская (*Pinguicula alpina*). А разрезать цветок на части. *K*, чашечка. *bh*, щетинистые выступы. *сп*, подстежни. *st*, тычинка. *n*, рыльце. В, рыльце и тычинка более увеличены. After H. Müller.

Лапчатка обыкновенная (*Aristolochia clematitis*) и кукушковидная (*Arum maculatum*) - цветы, образующие ямки, длинные трубки венчика которых имеют расширение у основания, в

котором содержатся как пестик, так и тычинки. У родильницы (рис. 43) узкая входная трубка густо покрыта жесткими волосками (*A, b*), все кончики которых направлены к основанию. Маленькие мушки могут довольно удобно заползать в прикорневое разрастание, но, оказавшись там, они остаются взаперти до тех пор, пока цветок, вследствие опыления рыльца, не начнет увядать, причем первыми отделяются части этих самых щетинок (*B, b*), кончики которых, подобно рыбьей плотине, не дают мухам выползти наружу. Другие "мухоцветы", как, например, молочай альпийский (*Pinguicula alpina*) (рис. 44), надежно удерживают пухлую муху, как только ей удастся забраться достаточно далеко, чтобы дотянуться своим коротким хоботком до нектара, содержащегося в шпорце (*sp*) венчика. Направленные назад щетинки крепко удерживают его в течение некоторого времени, и только при сильном надавливании тыльной стороной на пыльники (*st*), расположенные над ним, и на рыльце (*n*) ему в конечном итоге удастся освободиться, но он никогда не делает этого, не нагрузившись пыльцой или не стерев с рыльца пыльцу, которую он принес с другого похожего цветка. Масличник альпийский является протогинным, то есть пестик созревает первым, пыльца - позже, так что возможность самооплодотворения полностью исключена.

Было бы невозможно дать даже приблизительное представление о разнообразии приспособлений для обеспечения оплодотворения цветов, не потратив на них много часов, поскольку они различны почти у каждого цветка, часто в очень широких пределах, и даже у видов одного и того же рода они далеко не всегда одинаковы; ибо нередко один вид приспособлен к одному кругу посетителей, а его ближайший родственник - к другому. Так, цветок дафны обыкновенной (*Daphne mezereum*) (рис. 45, *A* и *C*) приспособлен для посещения бабочками, пчелами и парящими мухами, в то время как его ближайший родственник (Дафна полосатая) (рис. 45, *B* и *D*) имеет несколько более узкий и длинный венчик-трубку, так что лакомиться им могут только бабочки. Этот пример показывает, что существуют исключительно "цветы-бабочки", но специализация идет дальше, поскольку есть цветы, адаптированные для дневных, а другие - для ночных чешуекрылых. Первые обычно имеют яркую, часто красную окраску и приятный аромат, и у всех них нектар находится на дне очень узкой трубки-венчика. К этому классу относятся, например, виды розовых, многие орхидеи, такие как *Orchis ustulata* и *Nigritella angustifolia* из Альп, которые сильно пахнут ванилью; также прекрасный кампион (*Lychnis diurna*) и альпийская примула (*Primula farinosa*). Цветки, приспособленные для ночных чешуекрылых, характеризуются бледной, часто белой окраской и сильным и приятным запахом, который начинает проявляться только после захода солнца, и действительно, многие из этих цветков днем совершенно закрыты. Так обстоит дело с крупным белым вьюнком без запаха (*Convolvulus sepium*), который в основном посещают и удобряют самые крупные из наших бражников (*Sphinx convolvuli*). Бледный мыльнянка (*Saponaria officinalis*) источает нежный аромат, который издавна привлекает сфингид, а сладкий запах жимолости (*Lonicera periclymenum*) хорошо известен и оказывает тот же эффект; беседка из жимолости теплыми июньскими ночами часто привлекает целые компании наших самых красивых сфингид и ночных кошечек, к великому удовольствию молодежи, собирающей моль.

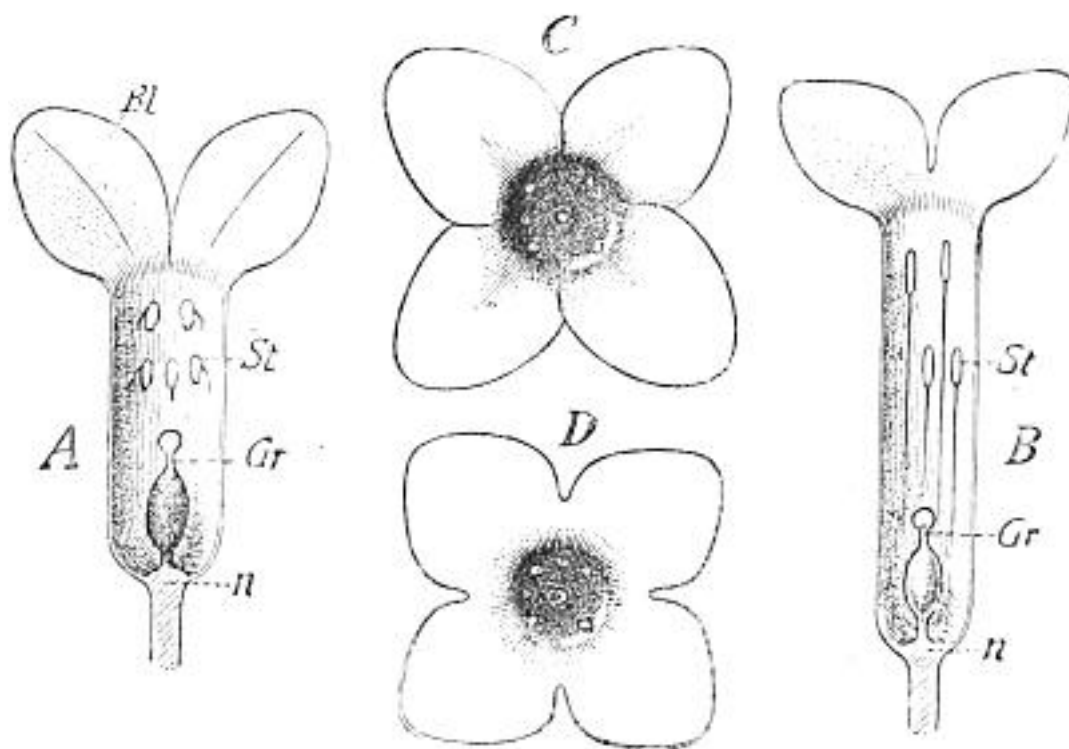


Рис. 45. *Мезереум дафны* (А и С) и *полосатая дафна* (В и D). Первые посещают бабочки, пчелы и мухи, вторые - только бабочки. А и В, вертикальные срезы цветков. *Стебель*, тычинки. *Gr*, стиль. *n*, нектарин. С и D, цветы, видимые сверху. After H. Müller.

Я не могу завершить этот рассказ об адаптации цветов, не рассмотрев орхидеи несколько подробнее, поскольку именно среди них мы находим наиболее далеко идущие приспособления к посещениям насекомых. Среди них также преобладает большое разнообразие, о чем свидетельствует тот факт, что Дарвин посвятил целую книгу механизмам оплодотворения орхидей, но основные признаки у большинства из них практически одинаковы. На рисунке 46 представлен один из самых распространенных наших видов (*Orchis mascula*), А показан цветок сбоку, В как он выглядит спереди. Кажется, что цветок как бы парит на конце стебля (*st*), вытягивая горизонтально шпорку (*sp*), содержащую нектар. Между большим, широким нижним выступом (*U*), отмеченным медоводом (*sm*), обеспечивающим удобную посадочную поверхность, и широким, подушкообразным рыльцем (*n*) находится вход в шпору. Оплодотворение происходит следующим образом: — Муха или пчела, когда она проталкивает свой хоботок в шпорку, содержащую нектар, ударяется головой о так называемый ростеллум (*r*), маленький клювообразный отросток у основания тычинок (*p*). Пыльцевые массы имеют очень своеобразную конструкцию, они не рассыпаются в пыль, а образуют маленькие клубочки на стебельках, пыльцевые зерна склеены вместе и расположены так, что при прикосновении к ростеллуму они отрываются и прикрепляются к голове насекомого, как показано на рисунке D на карандаше (рис. 46). Когда пчела высасывает нектар из шпорца, а затем проникает в другой цветок того же вида, поллинии загибаются книзу на ее лбу (*E*) и обязательно должны соприкоснуться с рыльцем второго цветка, к которому они теперь остаются прикрепленными, и производить его оплодотворение. Какая длинная цепочка целенаправленных композиций в одном цветке, и никакая интерпретация их не доступна, кроме как с помощью естественного отбора!

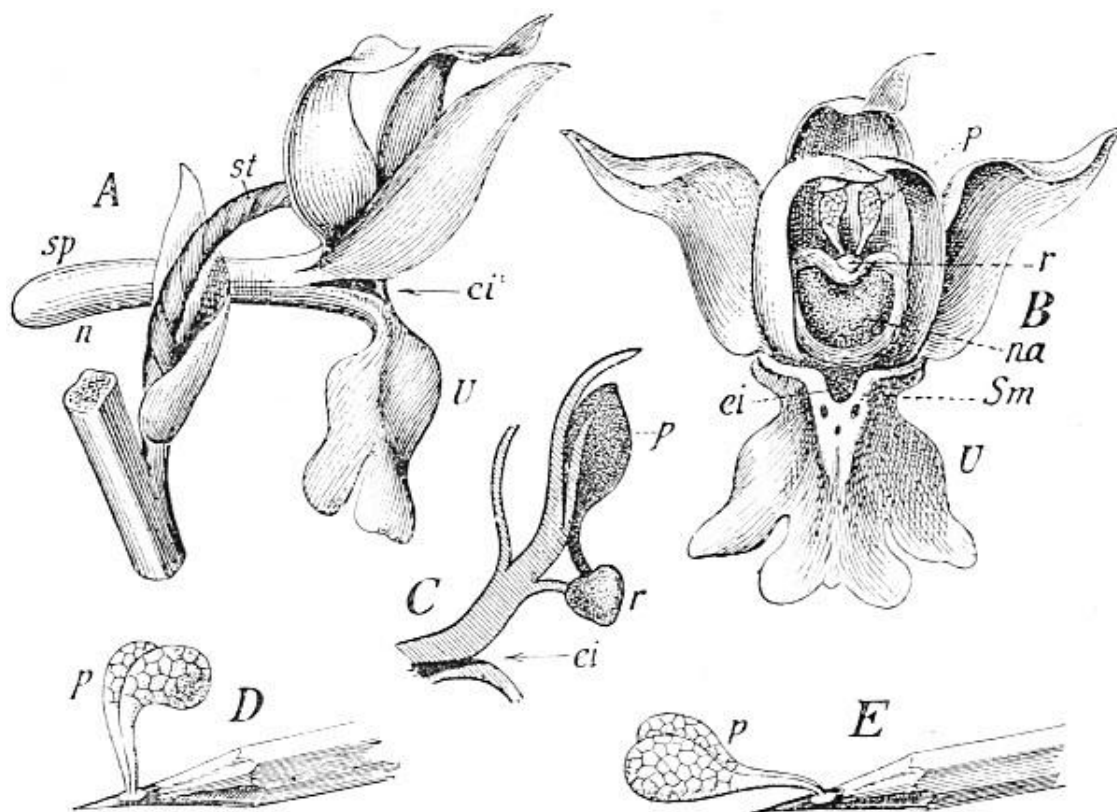


Рис. 46. Орхидея обыкновенная (*Orchis mascula*). A, цветок, вид сбоку. *st*, черешок. *sp*, шпорка с нектарником (*n*). *ei*, вход в шпору. *U*, нижняя губа. B, цветок спереди. *p*, поллиния. *См*, проводник по меду. *эй*, вход в нектар. *na*, рыльце. *r*, ростеллум. *U*, нижняя губа. C, вертикальный разрез через ростеллум (*r*), поллиний (*p*). *эй*, вход. D, поллинии удалены и стоят вертикально на кончике грифельного карандаша. E, такой же, несколько более поздний, изогнутый книзу.

И насколько разнообразно они модифицированы у различных родов и видов орхидей, из которых одна приспособлена исключительно для посещения бабочками, как *Orchis ustulata*, другая - для посещения пчелами, как *Orchis morio*, и третья - для посещения мухами, как *Ophrys muscifera*. Эти цветы приспособлены к посещению насекомыми в мельчайших деталях формы лепестков, которые гладкие, как будто отполированные воском, где насекомые не предназначены для ползания, но бархатистые или волосистые там, где путь ведет к нектару, а заодно и к пыльце и рыльцу. И затем, существует разнообразие в форме и цвете "медоводов" на "поверхности посадки", то есть нижней кромке цветка, на которой насекомое сидит и крепко держится, в то время как оно засовывает свою головку как можно дальше в шпорку, чтобы его хоботок мог дотянуться до нектара, находящегося глубоко внутри нее! Даже если мы не можем претендовать на то, что догадываемся о значении каждого изгиба и цветового пятна у одной из больших тропических орхидей, такой как *Stanhopea tigrina*, все же мы можем верить вместе со Шпренгелем, что все это имеет свое значение или имело его для предков рассматриваемого растения, и фактически цветок состоит из одних приспособлений, либо действительных, либо унаследованных от своих предков, хотя иногда, возможно, уже не имеющих функционального значения.

Итак, пока что мы проиллюстрировали тот факт, что у цветов существуют сотни и тысячи приспособлений, приспособленных исключительно к посещению насекомых и обеспечению перекрестного оплодотворения, и эти приспособления заходят так далеко, что мы можем почти поверить, что они являются результатом самого точного расчета и самого остроумного размышления. Но все они допускают интерпретацию посредством естественного отбора,

поскольку все эти детали, которые раньше считались просто декоративными, прямо или косвенно полезны для вида; прямо, когда, например, они касаются посыпания насекомого пылью; косвенно, когда они являются средством привлечения посетителей.

Более того, доказательства действия процессов отбора становятся абсолютно убедительными, если мы примем во внимание, что, как и в симбиозе, всегда существуют два набора адаптаций, происходящих независимо друг от друга: адаптация цветов к посещениям насекомых и адаптация насекомых к привычке посещать цветы. Чтобы ясно понять это, мы должны обратить наше внимание на насекомых и попытаться увидеть, каким образом они изменились, приспособившись к питанию, которое обеспечивают цветы.

Как хорошо известно, несколько отрядов насекомых обладают ротовыми органами, приспособленными для всасывания жидкости, и они развились в результате адаптации к жидкой диете из кусающих ротовых органов примитивных насекомых, которые, как мы видим, все еще выживают в нескольких отрядах. Таким образом, двукрылые, возможно, постепенно приобрели сосущий хоботок, который появляется у многих из них при слизывании разлагающихся растительных и животных веществ, а также при прокалывании живых животных и высасывании их. Но даже среди двукрылых несколько семейств сравнительно недавно совершенно особым образом приспособились к цветочной диете, к сосанию меда, как, например, парящие мухи, *Syrphidae* и *Bombyliidae*, длинный тонкий хоботок которых глубоко проникает в узкие трубки венчика и способен всасывать нектар с самого дна. В данном случае трансформация была не столь важной, поскольку уже существующий сосательный аппарат требовал лишь небольшой модификации.

Опять же, в отряде *Hemiptera* (жуки) сосательный хоботок не обязан своим происхождением цветочной диете, поскольку ни один представитель группы в настоящее время не приспособлен к такому способу добывания пищи.

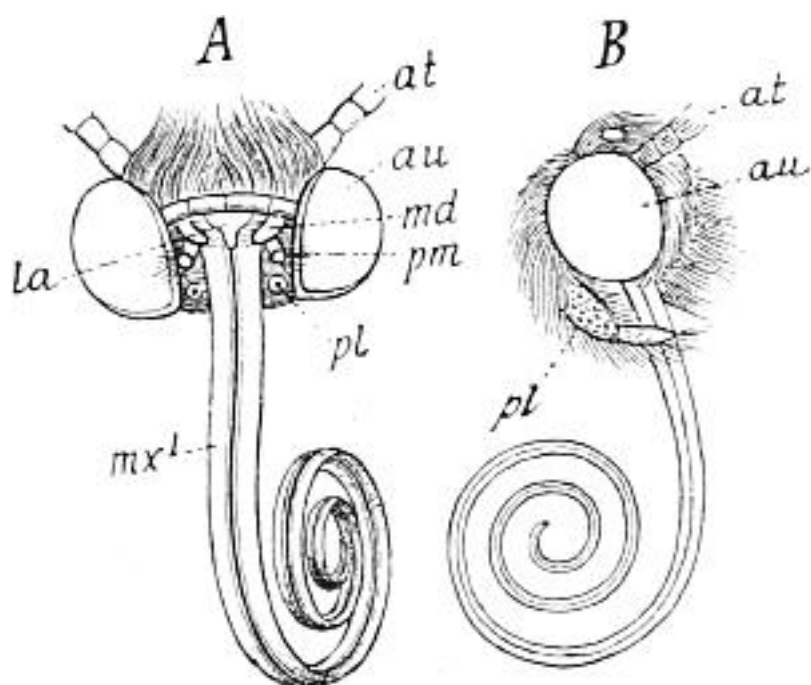


Рис. 47. Голова бабочки. А, вид спереди. *au*, глаза. *la*, верхняя губа. *md*, зачатки нижних челюстей. *pm*, зачаточные верхнечелюстные щупики. *mx*, первая верхняя челюсть, модифицированная в сосательный хоботок. *pl*, пальчики губ или второй верхней челюсти, срезаны с корнем, остаются на В — вид сбоку. *at*, антенны. Адаптировано у Савиньи.

Хоботок чешуекрылых, с другой стороны, полностью зависит от приспособления к сосанию меда, и мы можем смело утверждать, что отряд чешуекрылых не существовал бы, если бы не было цветов. Эта большая и разнообразная группа насекомых, вероятно, произошла от предков современных ручейников, или фриганид, чьи слабо развитые челюсти использовались главным образом для слизывания сладких соков растений. Но по мере эволюции цветковых растений облизывающий аппарат примитивных бабочек все больше и больше превращался в сосательный орган и в конечном счете трансформировался в длинный, спирально свернутый сосательный хоботок, каким мы видим его у современных бабочек (рис. 47). Потребовались некоторые усилия, чтобы проследить происхождение этого органа от кусающих ротовых частей примитивных насекомых, поскольку почти все в нем дегенерировало и стало низкорослым, за исключением верхней челюсти (*mx*). Даже их щупальца (*pt*) у большинства чешуекрылых стали настолько маленькими и незаметными, что только совсем недавно их остатки были распознаны по крошечному выступу среди волосков. Нижние челюсти (*md*) полностью дегенерировали, и даже нижняя губа исчезла, и только ее щупики хорошо развиты (*B*, *pl*). Но первые челюсти (*mx*), хотя и очень сильные и длинные, настолько необычно изменены по форме и структуре, что отличаются от верхних челюстей всех других насекомых. Они превратились в полые, похожие на зонд полутрубочки, которые точно подогнаны друг к другу и, таким образом, образуют замкнутую сосательную трубку сложнейшей конструкции, состоящую из множества очень мелких сочленений, наподобие цепной пилы, которые все приводятся в движение маленькими мышцами и подчиняются воле через нервы, а также снабжены тактильными и вкусовыми сосочками. За исключением этого замечательного сосущего хоботка, в теле бабочки нет никаких особенностей, которые можно было бы рассматривать как приспособление к посещению цветов, за несколькими изолированными исключениями, об одном из которых будет упомянуто позже. Это достаточно понятно, поскольку бабочке больше нечего искать у цветка, кроме пищи для себя; у нее нет запасов для потомства.

Пчелы, однако, делают это, и соответственно мы обнаруживаем, что у них приспособления к посещению цветов не ограничиваются ротовыми органами.

Насколько мы можем судить сейчас, пчелы, посещающие цветы, произошли от насекомых, которые напоминали современных роющих ос. Среди них сами самки питаются нектаром и пыльцой, строят ячейки в ямках в земле и кормят свой выводок. Однако они кормят их не медом, а животными — гусеницами, кузнечиками и другими насекомыми, которых они убивают укусом в брюшко или часто только парализуют, так что жертва попадает в ячейки гнезда живой, но беззащитной и остается живой до тех пор, пока молодая личинка осы, вышедшая из яйца, не приступит к работе, чтобы сожрать ее.

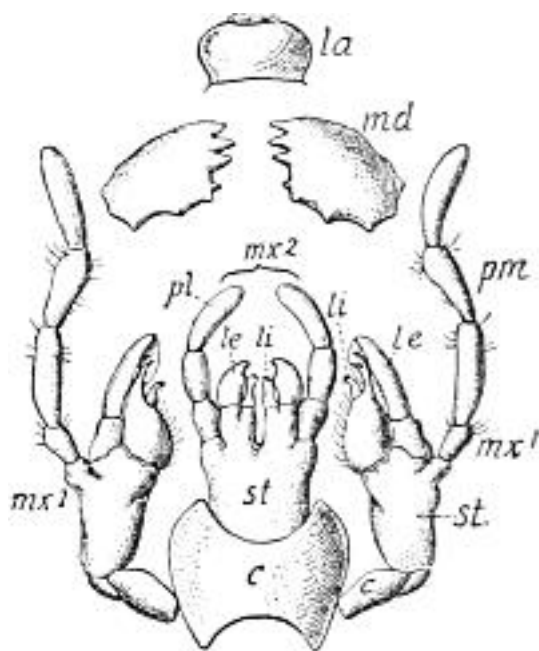


Рис. 48. Ротовые части таракана (*Periplaneta orientalis*), по Р. Хертвигу. *la*, верхняя губа или надбровная губа. *md*, нижние челюсти. *mx¹*, первая верхняя челюсть, с *c*, cardo, *st*, ножками, *li*, внутренней долей или лацинией, *le*, наружной долей или галеей, и *pm*, верхнечелюстным щупиком. *mx²*, губой или второй верхней челюстью, с аналогичными деталями.

Прежде чем я перейду к объяснению происхождения сосущего хоботка пчелы от кусающих ротовых частей примитивных насекомых, я должен сначала кратко рассмотреть последнее.

Кусательные ротовые органы жуков, нервнокрылых и прямокрылых (рис. 48), состоят из трех пар челюстей, из которых первая, мандибулы (*md*), представляют собой просто мощные клешни для захвата и разрывания или пережевывания пищи. Они не участвуют в развитии сосательного аппарата ни у пчел, ни у бабочек, поэтому их можно не принимать во внимание. Две другие пары челюстей, первая и вторая верхние челюсти (*mx¹* и *mx²*), построены точно по тому же типу, имея сочлененную базальную часть (*st*), несущую две доли, внешнюю (*le*) и внутреннюю (*li*), и щуп, обычно с несколькими суставами, направленный наружу от долей (*pm* и *pl*). Вторая пара верхних челюстей (*mx²*) отличается от первой главным образом тем, что компоненты пары сходятся по срединной линии тела и более или менее сливаются, образуя так называемую "нижнюю губу" или лабиум. В приведенном примере с тараканом (*Periplaneta orientalis*) это слияние является лишь частичным, доли остаются отдельными (*le* и *li*); то же самое верно и для пчелы, но в этом случае внутренние доли превратились в длинный червеобразный отросток, который засовывается в нектар в процессе сосания.

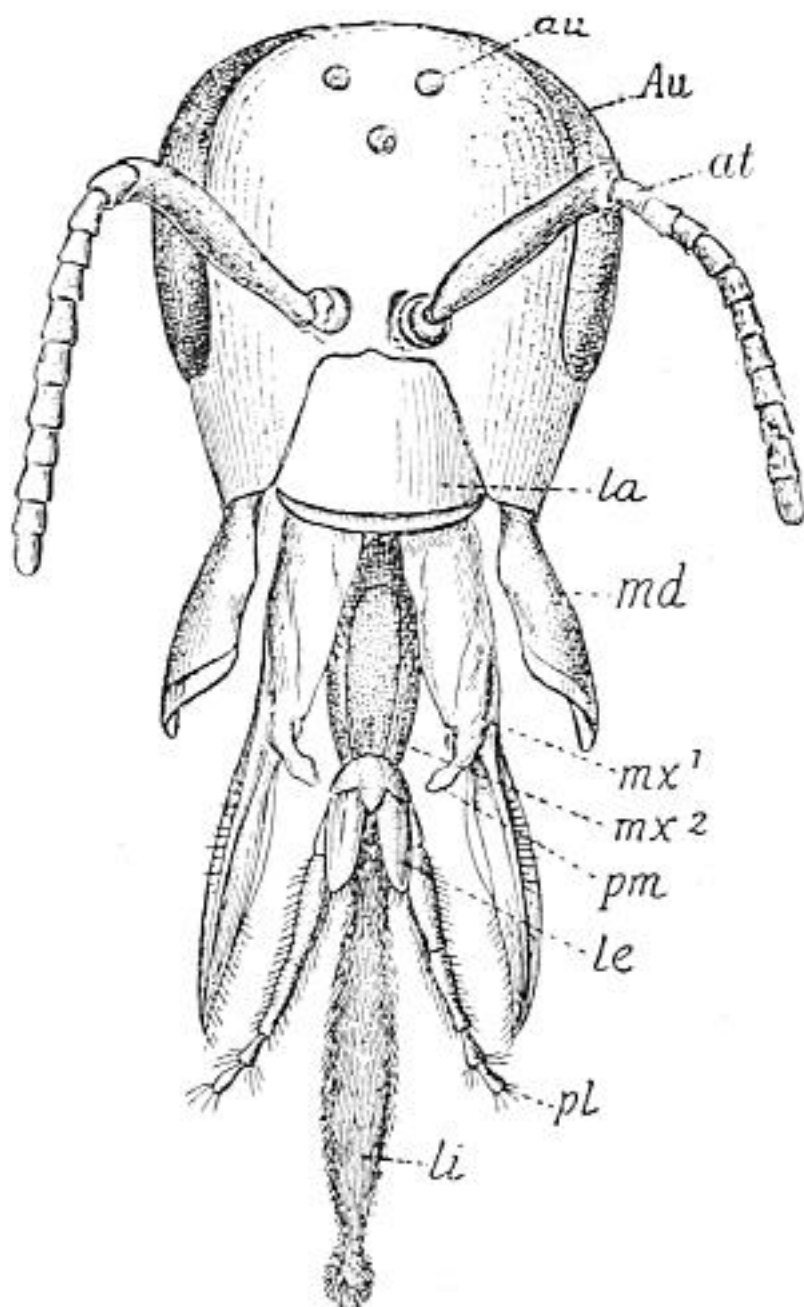


Рис. 49. Голова пчелы. *Au*, фасеточные глаза. *au*, глазницы. *at* на антеннах. *la*, верхняя губа. *md*, нижние челюсти. *mx*¹, первая верхняя челюсть с *pm*, рудиментарным верхнечелюстным щупиком. *mx*², вторая верхняя челюсть с внутренними долями (*li*), сросшимися, образуя "язык". *le*, наружные доли второй верхней челюсти, известные как "парагlossы". *pl*, губной щупик.

Даже у роющих ос наблюдаются зачатки вариаций в этом направлении, поскольку нижняя губа несколько удлинена и видоизменена в орган облилизывания. Адаптация не зашла намного дальше этого, даже у одной из настоящих цветочных пчел, *Prosopis*, которая кормит своих личинок пыльцой и медом, и только у настоящей медоносной пчелы адаптация завершена (рис. 49). Здесь так называемая "внутренняя доля" нижней губы (*li*) удлинилась в уже упомянутый червеобразный отросток; он густо покрыт короткими щетинками и называется "языком" пчелы (*li*). Наружные доли нижней губы дегенерировали в маленькие листовидные органы, так называемый дополнительный язык, или парагlossа (*le*), в то время как щупики нижней губы (*pl*) удлинились, чтобы соответствовать языку, и служат чувствительным органом, а также, вероятно, органом обоняния, в отличие от щупиков первой верхней

челюсти, которые сжались до крошечных культи (*pt*). Вся нижняя губа, которая удлинилась даже в своих прикорневых частях, образует вместе с такими же длинными первыми верхними челюстями хоботок пчелы. Первые челюсти представляют собой похожие на влагалища полутрубочки, плотно прилегающие к языку и образующие вместе с ним присоску, через которую всасывается нектар. Таким образом, из трех пар челюстей у насекомых только первая пара, мандибулы, остались неизменными, очевидно, потому, что пчеле требуется кусательный орган для поедания пыльцы, замешивания воска и строительства ячеек.

Но пчелы не только сами питаются нектаром и пыльцой, они приносят их домой в качестве пищи для своих личинок. Уже упомянутая форма, *Prosopis*, собирает пыльцу и нектар ртом, а затем извергает мякоть в качестве пищи для своих личинок, но остальные настоящие пчелы обладают особыми и гораздо более эффективными органами сбора, либо густым волосным покровом на брюшке, либо по всей длине задних ножек, либо, наконец, высокоразвитым аппаратом сбора, таким, каким обладает медоносная пчела, - корзинкой и щеточкой на задней ножке. Первое представляет собой углубление на внешней поверхности большеберцовой кости, второе - значительное расширение базального предплюсневой сустава, который в то же время покрыт на внутренней поверхности короткими щетинками, расположенными поперечными рядами наподобие щетки. Пчела замешивает пыльцу в корзинку, и часто можно увидеть пчел, летящих обратно в улей с толстым желтым шариком пыльцы на задней ножке. У тех пчел, которые собирают пыльцу на брюшке, таких как *Osmia* и *Megachile*, масса пыльцы образует толстый комок на брюшке, а в случае с *Andrena* Шпренгель давно заметил, что иногда она улетала с комочком пыльцы на задней лапке размером больше ее собственного тела.

Все это изобретения, которые постепенно возникли благодаря привычке приносить домой пыльцу для беспомощных личинок, запертых в клетках. Они развивались по-разному в различных группах пчел, вероятно, потому, что первичные вариации, с которых начался процесс отбора, были разными у различных предковых форм.

У предков тех, кто переносит пыльцу на брюшке, вероятно, был густой волосной покров на брюшной поверхности тела, который служил отправной точкой для отбора, и, как следствие, дальнейший ход адаптации касался бы исключительно этой покрытой волосами поверхности, в то время как вариации в других, менее волосатых местах оставались бы неиспользованными.

После всего этого уже не будет казаться парадоксальным утверждение, что существование ярко окрашенных, разнообразно сформированных и благоухающих цветов обусловлено посещениями насекомых, и что, с другой стороны, многие насекомые претерпели существенные изменения в своих ротовых частях и в других отношениях в качестве адаптации к цветочной диете, и что целый отряд насекомых с тысячами видов — чешуекрылые — вообще не существовал бы, если бы не было цветов. Теперь мы должны попытаться более подробно показать, как, какими шагами и при каких условиях наши современные цветы произошли от более ранних цветковых растений. В этом я внимательно следую классическому изложению, которым мы обязаны Герману Мюллеру.

Все предковые формы современных высших растений, так называемые "примитивные семенные растения" или "Архиспермные растения", были анемофильными, как до сих пор остаются хвойные и саговниковые. Их гладкие пыльцевые зерна, производимые в огромных количествах, поднимались в воздух подобно облакам пыли, разносились ветром туда-сюда, и иногда некоторые из них садились на рыльце женского цветка. У этих растений пол часто

встречается отдельно на разных деревьях или особях, и в этом должно быть определенное преимущество, когда опыление осуществляется ветром.

В далекие времена насекомые посещали мужские цветки архисперменных растений, точно так же, как и сейчас; но посетители приходили, чтобы питаться пыльцой, и не оказывали растению никакой услуги взамен; они скорее причиняли ему вред, уменьшая запасы пыльцы. Если бы можно было заставить насекомое приносить пользу растению одновременно с тем, как оно собирает пыльцу, перенося часть ее на женские цветки и тем самым обеспечивая перекрестное оплодотворение, это принесло бы огромное преимущество, поскольку растению больше не требовалось бы производить такое огромное количество пыльцы, и оплодотворение было бы гораздо более надежным, чем когда оно зависело от ветра. Очевидно, что успешное опыление анемофильных растений подразумевает хорошую погоду и благоприятный ветер.

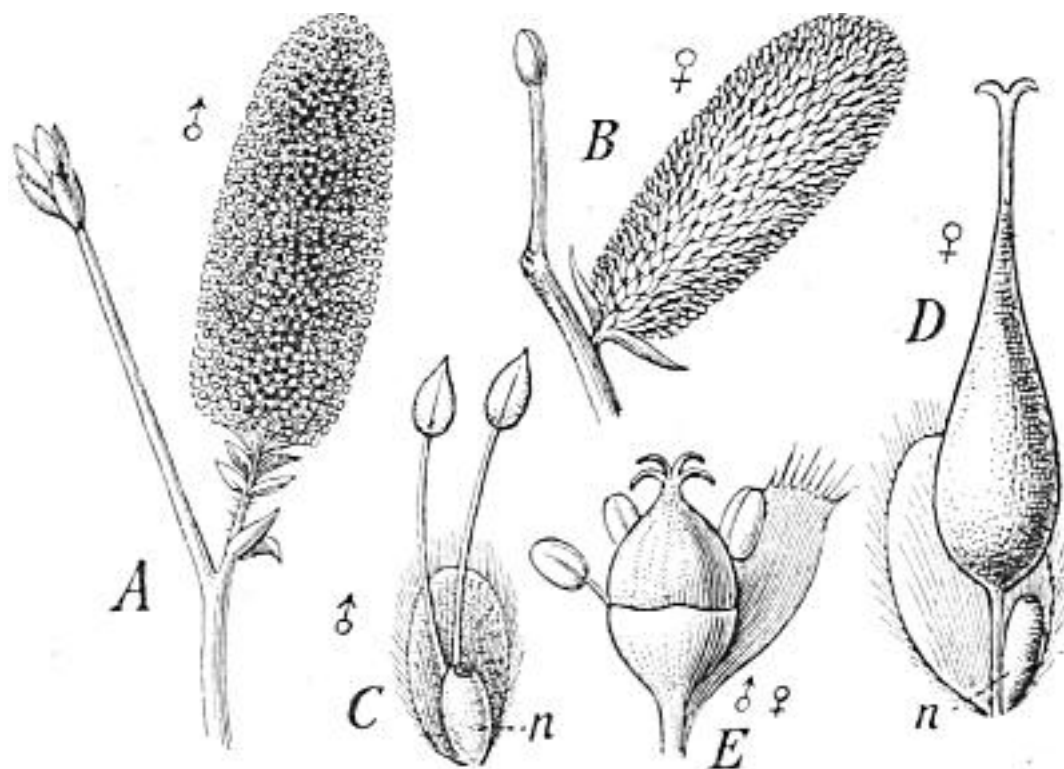


Рис. 50. Цветы ивы (*Salix cinerea*); по имени Х. Мюллера. А, самец. В, кошачья шкура самки. С, отдельный мужской цветок; *n*, нектарник. D, отдельный женский цветок; *n*, нектарник. E, Тополь, исключительный цветок-гермафродит.

Очевидно, что использование насекомых-визитеров для оплодотворения может быть обеспечено любым из двух способов; женские цветки также могут предлагать что-то привлекательное для насекомых, или могут образоваться гермафродитные цветки. На самом деле, Природа пошла по обоим путям. Примером первого является ива, перекрестное оплодотворение которой было навязано насекомым развитием как в женских, так и в мужских соцветиях нектарника (рис. 50, C и D) - небольшой ямки или бассейна, в который выделялся нектар. Насекомые подлетали то к мужским, то к женским ивовым сережкам, и при этом они переносили на рыльце женского цветка пыльцу, которая в данном случае была не пыльной, а липкой, так что легко прилипала к их телам.

Обеспечение перекрестного оплодотворения путем развития гермафродитных цветков, однако, происходило гораздо чаще, и мы можем понять, что этот метод обеспечивал выгодное скрещивание гораздо более совершенным образом, поскольку пыльцу

обязательно приходилось переносить с цветка на цветок, в то время как в случаях, подобных случаю с ивой, бесчисленные мужские соцветия могли быть посещены в поисках нектара одно за другим, прежде чем насекомое решало перелететь к женскому цветку того же вида. Начало модификации однополых цветков в этом направлении можно увидеть по вариациям, которые происходят даже сейчас, ибо мы нередко находим у мужского сережечника отдельные соцветия, которые, помимо тычинок, имеют также пестик с рыльцем. (На рис. 50 *E* показан такой аномальный цветок-гермафродит с тополя.)

Как только появились цветы-гермафродиты, борьба за привлечение насекомых началась с еще большей интенсивностью. Каждое небольшое улучшение в этом направлении послужило бы отправной точкой процесса отбора, которое было бы продолжено и доведено до максимально возможного уровня совершенства.

Вероятно, именно внешние оболочки цветков первыми изменили свой первоначальный зеленый цвет на другие, обычно те, которые сильно контрастировали с зеленым, и таким образом привлекли внимание насекомых к цветам. Изменения в цвете обычных листьев всегда возникают время от времени, будь то превращение зеленого в желтый или более или менее полное исчезновение хлорофилла и замещение его соками красного или синего цвета. Несомненно, многие насекомые могут различать цвет, и их привлекает размер окрашенных цветков, как выяснил Герман Мюллер, подсчитав посещения насекомыми двух почти родственных видов мальвы, у одного из которых, *Malva silvestris*, очень крупные ярко-розово-красные цветки видны издалека, в то время как у другого, *Malva rotundifolia*, очень незаметные маленькие бледно-красные цветки. У первого был тридцать один посетитель, у второго он мог убедиться только в четырех. Второй вид, как и следовало ожидать, зависит главным образом от самооплодотворения.

Недавно с разных сторон оспаривалось, что насекомых привлекает окраска цветов, и эти возражения основаны главным образом на экспериментах с искусственными цветами. Но когда, например, Плато в ходе таких экспериментов увидел, как пчелы и бабочки сначала летят к искусственным цветам, а затем отворачиваются и больше не беспокоятся о них, это только доказывает, что их зрение острее, чем мы им приписывали; ибо, хотя они могут быть обмануты на расстоянии, они не таковы, когда находятся вблизи; возможно также, что обоняние переворачивает чашу весов[9]. Я сам проводил аналогичные эксперименты с дневными бабочками, перед которыми поместил одну искусственную хризантему среди массы живых цветов. Действительно, редко случалось, чтобы бабочка садилась на искусственный цветок; обычно они сначала пролетали над ним, но не садились. Дважды, однако, я видел, как они садились на искусственный цветок и несколько мгновений нетерпеливо шарили хоботком, а затем быстро улетали. Они с явным удовольствием осматривали настоящие хризантемы или конские маргаритки и жадно высасывали мед из множества отдельных соцветий каждого цветка, а теперь попытались проделать то же самое с искусственным цветком и отказались от этой попытки только тогда, когда она оказалась безуспешной. В этом эксперименте цветами были, конечно, только белый и желтый; с красным и синим, вероятно, труднее передать точное впечатление от естественных цветов цветка; и вдобавок отсутствует тонкий аромат, исходящий от цветком.

[9] С тех пор эксперименты Плато подверглись критике со стороны Киниц-Герлофф, которая полностью отрицает их ценность (1903).

Следует признать, что цвет, безусловно, не является единственной привлекательностью цветка; в большинстве случаев помогает аромат, и даже он не является объектом посещения насекомого. Настоящий объект - это нектар, к которому цвет и аромат только указывают путь.

Развитие аромата и нектара, должно быть, как и развитие окраски, продолжалось и усиливалось процессами отбора, которые основывались на необходимости обеспечить посещение цветка насекомыми, и как только эти основные качества цветка были установлены, начались бы большие усовершенствования и развились бы формы цветков, которые все больше и больше отклонялись бы, особенно по форме, от первоначально простой и правильной формы цветка.

Причина этого, должно быть, заключалась главным образом в том факте, что после того, как посещение цветка насекомыми в целом было обеспечено, было бы выгодно исключить всех насекомых, которые могли бы пожирать нектар, не оказывая взамен услуги перекрестного оплодотворения, — следовательно, всех тех, которые были неподходящими либо из-за их крошечного размера, либо из-за непостоянства их посещений. До того, как появились бабочки и пчелы, плоский цветок правильной формы с нераскрывшимся нектаром посещала смешанная компания ручейниковых мух, мух-пилильщиков и мух-ихневмонов. Но когда нектар переместился в более глубокие углубления цветка, он был изъят у всех, кроме более умных насекомых, и, таким образом, круг посетителей уже в некоторой степени сузился. Но когда у определенного вида лепестки срастались в короткую трубку, исключались все посетители, чьи ротовые части были слишком короткими, чтобы дотянуться до нектара; в то время как у тех, кто мог дотянуться до него, начинался процесс формирования хоботка; нижняя губа, или первая верхняя челюсть, или обе части вместе, постепенно удлинялись вместе с трубкой венчика цветка, и, таким образом, от ручейников произошли бабочки, а от ихневмоновых мух - роющие осы (*Сфегиды*) и пчелы.

На первый взгляд, возможно, можно было бы подумать, что цветам было бы выгоднее привлекать как можно больше посетителей, но это явно не так. Напротив, специализированные цветы, доступные лишь нескольким посетителям, имеют гораздо большую вероятность того, что они будут опылены, потому что насекомые, которые летают только к нескольким видам, с большей вероятностью посетят их, и, прежде всего, посетят много цветов одного и того же вида один за другим. Герман Мюллер заметил, что за четыре минуты один из бражников колибри (*Macroglossa stellatarum*) один за другим посетил 108 различных цветков одного и того же вида, прекрасной альпийской фиалки (*Viola calcarata*), и, возможно, за это короткое время произвел равное количество опылений.

Поэтому для цветов было настоящим преимуществом все больше и больше сужать круг посетителей, варьируя их так, чтобы только полезные посетители могли получить доступ к их нектару, а остальные должны быть исключены. Так возникли "пчелиные цветы", "цветы-бабочки", "цветы-бражницы", и, действительно, во многих случаях вид цветка стал настолько высокоспециализированным, что его оплодотворение может быть произведено только одним видом насекомых. Это объясняет замечательную адаптацию орхидей и огромную длину хоботка у некоторых бабочек. Даже наши собственные бражники *Macroglossa stellatarum* и *Sphinx convolvuli* демонстрируют поразительную длину хоботка, которая у последних видов достигает 8 см. У *Macrosilia cluentius*, в Бразилии, хоботок достигает 20 см. в длину; а на Мадагаскаре растет орхидея с нектарниками длиной 30 см., наполненными нектаром на глубину 2 см., но оплодотворяющий бражник пока неизвестен.

Таким образом, мы можем сказать, что цветки, варьируя в том или ином направлении, выбрали определенный круг посетителей, и, наоборот, что определенные группы насекомых выбрали для себя определенные цветы, поскольку наиболее выгодными всегда были те трансформации цветков, которые обеспечивали им исключительное посещение их лучшими скрещивающими агентами, и эти трансформации были, с одной стороны, такими, которые

отпугивали нежелательных посетителей, а, с другой стороны, такими, которые привлекали наиболее подходящих.

С ботанической точки зрения предположение о том, что цветы и насекомые, посещающие цветы, были адаптированы друг к другу посредством процессов отбора, считалось несостоятельным, поскольку каждая вариация в цветке предполагает соответствующую вариацию в насекомом. Я бы не упоминал об этом возражении, если бы оно не исходило от такого известного натуралиста, как Нагели, и если бы оно не было одновременно интересным и полезным в нашем настоящем обсуждении. Негели утверждал, что отбор не мог, например, привести к удлинению венчика цветка, потому что хоботок насекомых должен был удлиняться *одновременно* с ним. Если бы удлинилась только трубка венчика, без одновременного удлинения хоботка бабочки, цветок вообще перестал бы оплодотворяться, и если бы удлинение хоботка предшествовало удлинению трубки венчика, он не имел бы никакой ценности для бабочки и, следовательно, не мог быть объектом процесса отбора.

Это возражение упускает из виду тот факт, что виды растений и бабочек состоят не из одной особи, а из тысяч или миллионов, и что они не абсолютно однородны, а фактически гетерогенны. Именно в этом состоит борьба за существование — в том, что особи каждого вида отличаются друг от друга и что одни устроены лучше, другие хуже. Устранение последнего и предпочтение первого составляет процесс отбора, который всегда обеспечивает более подходящую кандидатуру, постоянно отвергая менее подходящую. Таким образом, в рассматриваемом нами случае у особей рассматриваемого вида растений были бы цветки с более длинным и цветки с более коротким венчиком-трубкой, а у бабочек одни с более длинным, а другие с более коротким хоботком. Если бы среди цветов более длинные были более подвержены перекрестному оплодотворению, чем более короткие, потому что вредные посетители были бы лучше исключены, то более длинные дали бы больше и лучших семян и передали бы свои признаки большему количеству потомков; и если бы среди бабочек те, у кого хоботок длиннее, имели преимущество, потому что нектар в более длинных трубочках, так сказать, был бы зарезервирован для них, и они, таким образом, получали бы лучшее питание, чем те, у кого хоботок короче, число особей с длинным хоботком должно было увеличиваться из поколения в поколение. Таким образом, длина трубки венчика и длина хоботка продолжали бы увеличиваться до тех пор, пока в этом была какая-либо выгода для цветка, и обе стороны по необходимости должны были варьироваться *одинаково*, поскольку каждое удлинение венчика сопровождалось предпочтением вариации самого длинного хоботка. Совершенствование характеров зависело и могло зависеть только от направления изменений в направлении полезности. Но это именно то, что мы называем, вслед за Дарвином и Уоллесом, Естественным отбором.

Однако в истории цветов мы имеем возможность продемонстрировать реальность процессов отбора двумя другими способами. Во-первых, очевидно, что никакой другой интерпретации такой одновременной взаимной адаптации двух различных видов организмов дать нельзя. Если бы мы постулировали, как это, например, сделал Нагели, внутреннюю способность организмов к развитию, которая производит и направляет их вариации, мы были бы, как я уже сказал, вынуждены также принять как должное некую предустановленную гармонию, подобную той, которую Лейбниц предполагал для объяснения взаимосвязи тела и разума: растение и насекомое всегда должны были соответственно изменяться, чтобы иметь такое же отношение друг к другу, как два часа, которые были сделаны настолько точно, что всегда показывали время, хотя и не влияли друг на друга. Но случай был бы более сложным, чем с часами, потому что изменения, которые

должны были произойти с обеих сторон, были совершенно разными, и все же в то же время они соответствовали так же точно, как Воля и Действие. Следовательно, вся история земли и форм жизни должна была быть предвидена вплоть до мельчайших деталей и воплощена в постулируемой Силе Развития.

Но такое предположение вряд ли могло претендовать на ранг научной гипотезы. Хотя каждая песчинка, разносимая ветром по этой земле, несомненно, могла упасть только туда, куда она действительно упала, все же во власти любого из нас бросить горсть песка туда, куда нам заблагорассудится, и хотя даже этот акт бросания должен был иметь в нас достаточную причину, все же никто не мог утверждать, что его направление и места, куда упали песчинки, были predetermined историей земли. Другими словами, то, что мы называем случайностью, играет определенную роль и в эволюции организмов, и предположению о Способности Развития, определяющей даже детали, противоречит тот факт, что виды трансформируются в соответствии со случайными условиями их жизни.

Это можно наглядно продемонстрировать на примере цветов. То, что дикие анютины глазки (*Viola tricolor*), обитающие на равнинах и в горах умеренной возвышенности, удобряются пчелами, а почти родственная *Viola calcarata* из Высоких Альп - чешуекрылыми, легко объяснимо, поскольку пчелы очень многочисленны в нижнем регионе и делают оплодотворение вида несомненным, в то время как в Высоких Альпах это не так. Чешуекрылые там в подавляющем большинстве, как известно каждому, кто в июле пересекал усыпанные цветами луга Высоких Альп и видел сотни и тысячи бабочек и мотыльков, перелетающих с цветка на цветок. Таким образом, виола в Высоких Альпах превратилась в "цветок-бабочку" благодаря тому, что ее нектарники превратились в длинный отросток, доступный только хоботку мотылька или бабочки. Случай, который побудил определенных особей предкового вида подняться на Альпы, должно быть, также послужил стимулом для производства изменений, адаптированных к посещениям распространенного насекомого. Гипотеза о определяющей Силе Развития терпит полное крушение перед лицом подобных фактов.

Кроме того, у нас есть превосходный критерий реальности процессов отбора по качеству вариаций цветов и насекомых. Естественный отбор может вызвать только те изменения, которые полезны самим обладателям; следовательно, мы должны ожидать найти среди цветов только такие расположения, которые прямо или косвенно полезны для них, и, наоборот, среди насекомых только такие, которые полезны для насекомого.

И это то, что мы действительно находим. Все расположение цветов — их цвет, их форма, их медоносы, их волосистые медоходы (Радужная оболочка), их аромат и сам мед — все это косвенно полезно для самого растения, потому что все они взаимодействуют, побуждая насекомое, ищущее мед, произвести оплодотворение цветка. Наиболее отчетливо это видно на примере так называемых "Обманчивых" цветов, которые привлекают насекомых своим размером и красотой, своим ароматом и сходством с другими цветами и вынуждают своих посетителей быть средством их перекрестного оплодотворения, хотя они вообще не содержат нектара. Так обстоит дело, по словам Германа Мюллера, с самой красивой из наших местных орхидей - дамской туфелькой (*Cypripedium calceolaris*). Этот цветок посещают пчелы рода *Andrena*, которые заползают в большую нижнюю губу в форме деревянного башмачка в поисках меда только для того, чтобы оказаться пленниками, поскольку они не могут выбраться, по крайней мере тем путем, которым пришли, из-за крутых и гладко отполированных стенок цветка. Для пчелы есть только один способ; она должна протиснуться под рыльце, что она может сделать только с большим усилием, и не без того, чтобы не испачкаться пыльцой, которую она переносит на следующий цветок, в который

заползает. Она может покинуть это рыльце только таким же образом, и, таким образом, пыльца переносится на рыльце механическим путем.

Такие замечательные случаи в некотором роде напоминают нам те случаи мимикрии, при которых обманы приходится использовать с осторожностью, иначе они теряют свой эффект. Можно было бы склониться к мысли, что такое разумное насекомое, как пчела, не будет обмануто женской туфелькой более одного раза и не заползет на второй цветок после того, как обнаружит, что в первом нет нектара. Но этот вывод неверен, поскольку пчелы привыкли на многих цветах обнаруживать, что нектар уже собран другими пчелами; следовательно, они не могли бы на основании одного неудачного посещения сделать вывод, что *циприпедиум* вообще не производил нектара, а попытались бы снова на втором, третьем и четвертом цветке. Если бы у этих орхидей были обильно покрытые цветоносы, как у многих видов орхидей, и если бы этот вид был обычным, пчелы, вероятно, вскоре научились бы не посещать их, но дело обстоит наоборот. На дамской туфельке обычно только один или, самое большее, два раскрытых цветка, и растение это редкое и, вероятно, нигде не встречается в большом количестве.

Если бы мы могли найти цветок, в котором нектар был бы открыт и доступен всем насекомым, и который не требовал бы от них никакой услуги взамен, этот случай нельзя было бы интерпретировать в терминах естественного отбора; но мы не знаем ни одного такого случая.



Рис. 51. Юкка-моль (*Pronuba yuccasella*). *M*, откладывающая яйца в завязь цветка юкки. *n*, рыльце. В честь Райли.

И наоборот, у насекомых также нет приспособлений, полезных только для цветов и не приносящих какой-либо пользы, прямо или косвенно, самому насекомому. Пчелы и бабочки, несомненно, переносят пыльцу с одного цветка на рыльце другого, но их не побуждает к этому особый инстинкт; они вынуждены делать это из-за строения цветка, тычинки которого расположены таким образом, что они должны стряхивать свою пыльцу на посетителя, или, может быть, пыльники видоизменены в вязкие поллинии на ножках, которые отпрыгивают при прикосновении и, так сказать, закрепляются на голове насекомого. И даже это еще не

все в случае орхидеи, поскольку насекомое никогда само по себе не перенесло бы эти поллинии на рыльце следующего цветка; на это влияет физическая особенность, которая заставляет поллинии через короткое время наклоняться вперед на голове насекомого.

Все это как нельзя лучше согласуется с гипотезой: как мог инстинкт переноса пыльцы с одного цветка на рыльце другого развиться у насекомого в результате естественного отбора, если само насекомое ничего не выиграло от этого процесса? Соответственно, мы никогда не находим у насекомого никаких клешней или какого-либо хватательного органа, приспособленного для захвата и передачи пыльцы.

Есть, однако, один очень примечательный случай, когда это кажется таковым, на самом деле это действительно так, и тем не менее это не противоречит теории отбора, а подтверждает ее. Выдающийся американский энтомолог Райли путем тщательных наблюдений установил, что крупные белые цветы южки оплодотворяются маленькой молью, которая ведет себя так, как в остальном неслыханно среди насекомых. Только самки посещают цветы, и они сразу же заняты сбором большого шарика пыльцы. Для этого у них на верхнечелюстных щупиках (рис. 52, *C, mhr*) имеется длинный отросток (*si*), изогнутый в виде серпа и покрытый волосками, которых, вероятно, нет ни у одного другого чешуекрылого, с помощью которого мотылек очень быстро собирает шарик пыльцы, он может быть в три раза больше ее собственной головы. С этим шариком насекомое перелетает на следующий цветок и там откладывает яйцо с помощью яйцеклада, неизвестного ранее среди чешуекрылых (рис. 52, *A, ol*), в стручки цветка. Наконец, она проталкивает шарик пыльцы глубоко в воронкообразное рыльце пестика (рис. 51, *n*) и таким образом осуществляет перекрестное оплодотворение. Семяпочки развиваются, и когда гусеницы выходят из яйца через четыре-пять дней, они питаются ими до тех пор, пока не будут готовы перейти в стадию куколки. Каждой маленькой гусенице для питания требуется около восемнадцати-двадцати семян (рис. 52, *B, r*).

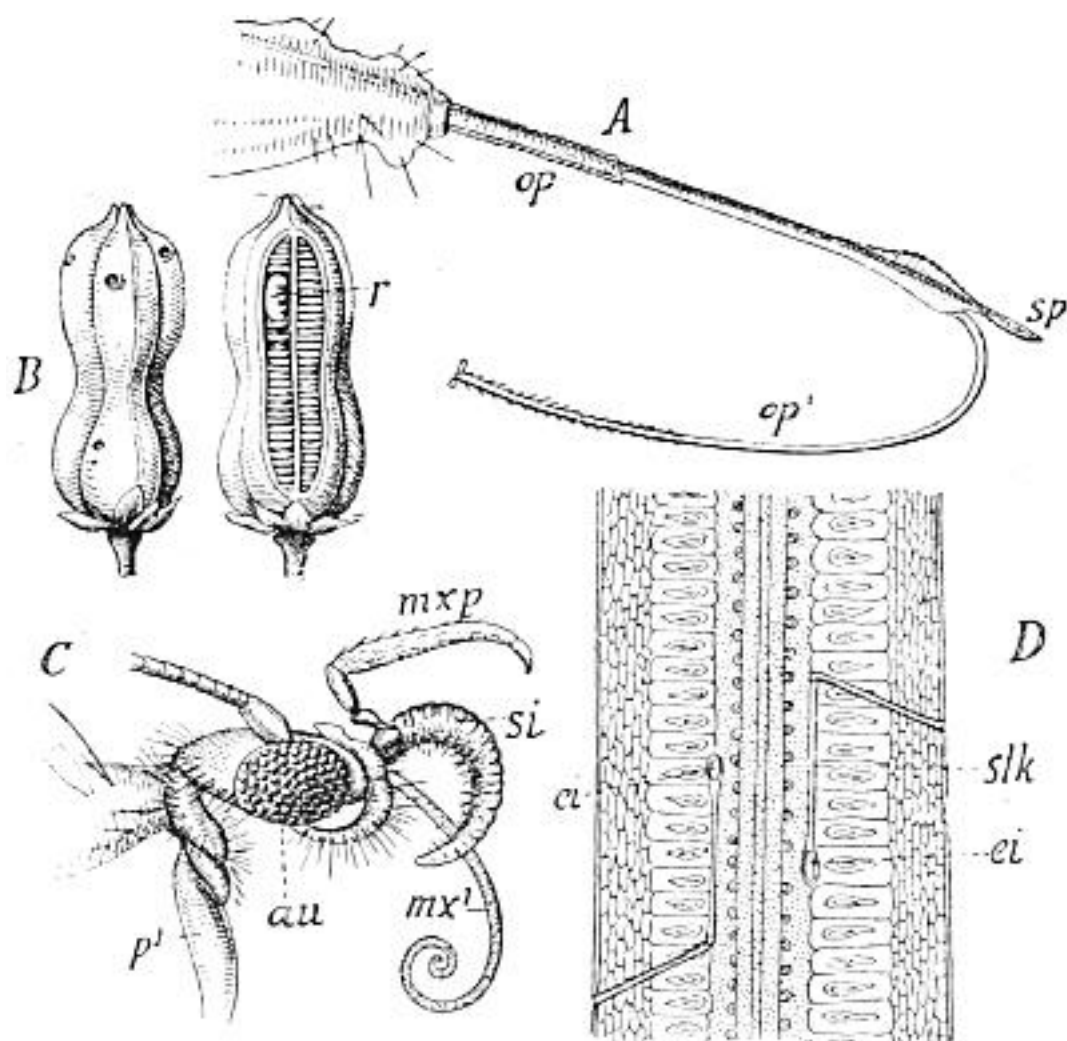


Рис. 52. Оплодотворение юкки. А, яйцеклад юкки-мотылька. *op*, его оболочка. *sp*, его вершина. *op¹*, выступающий яйцевод. В, две завязи юкки, показывающие отверстия, через которые вылетают молодые мотыльки, и (*r*) гусеницу внутри. С, головка самки мотылька, с серповидным отростком (*sl*) на верхнечелюстных щупальцах для сметания пыльцы и скатывания ее в шарик. *mx¹*, хоботок. *au*, глаз. *p¹* основание первой ноги. D, продольный разрез яичника юкки вскоре после откладки двух яиц (*ei*). *stk*, канал, проделанный яйцекладом.

Таким образом, здесь мы обнаруживаем приспособление определенных частей тела мотылька к оплодотворению цветка, но в данном случае это отвечает интересам как мотылька, так и растения. Переноса пыльцу на рыльце, мотыльки обеспечивают развитие семяпочек, которые служат их потомству пищей, так что мы имеем здесь дело со своеобразной формой заботы о потомстве, которая не более примечательна, чем многие другие виды заботы о выводке у насекомых, таких как муравьи, пчелы, сфекс-осы, ихневмоны и желчные мухи.

Можно было бы возразить, что этот случай с юккой связан не столько с осуществлением оплодотворения, сколько с паразитизмом; но яиц, которые откладываются в семенных коробочках, очень мало, и гусеницы, которые появляются из них, пожирают лишь очень малую часть семян, которых может быть около 200 (рис. 52, В). Таким образом, растения также получают преимущество от уничтожения молью, поскольку остается достаточно

семян. Форма и положение тычинок и рыльца, по-видимому, так же точно приспособлены к посещению мотылька, как мотылек к переносу пыльцы, поскольку юкка может быть оплодотворена только этим одним мотыльком и не дает семян, если мотылька отсутствует. По этой причине виды юкки, выращиваемые в Европе, остаются стерильными.

Таким образом, очевидное противоречие объясняется, и факты повсюду подтверждают гипотезу о том, что адаптации между цветами и насекомыми зависят от процессов отбора.

Это происхождение неопровержимо доказывается, как мне кажется, другим способом, а именно просто *относительным* совершенством приспособлений или, скорее, их относительным несовершенством.

Я уже указывал, что все приспособления, зависящие от естественного отбора, могут быть лишь относительно совершенными, как следует из природы их действенных причин, ибо естественный отбор действует только до тех пор, пока дальнейшее усиление соответствующего признака будет способствовать существованию вида. Оно не может действовать дальше этой точки, потому что существование вида не может быть более надежно обеспечено в этом направлении, или, выражаясь точнее, потому что дальнейшие изменения в направлении, которому следовали до сих пор, уже не были бы улучшениями, даже если бы они нам таковыми казались.

Таким образом, венчик многих цветов подходит для толстой, волосатой головы и грудной клетки пчелы, поскольку только к ним прилипает пыльца в количестве, достаточном для оплодотворения следующего цветка; однако те же самые цветы часто посещают бабочки, и у многих из них не было приспособления для предотвращения этих бесполезных посещений. Очевидно, это связано с тем, что профилактические мероприятия могли начаться, согласно нашей теории, только тогда, когда они были необходимы для сохранения вида; в данном случае, следовательно, только тогда, когда грабительские визиты бабочек вывели так много цветов из-под влияния эффективного посетителя-опылителя, пчелы, что образовалось слишком мало семян, и выживанию вида угрожало постоянное сокращение нормального количества. Пока пчелы посещают цветы достаточно часто, чтобы обеспечить образование необходимого количества семян, процесс отбора не мог начаться; но если пчелы обнаружат, например, что почти все цветы лишились нектара, и поэтому должны посещать их менее усердно, тогда каждое изменение цветка, которое делало мед менее доступным для бабочек, станет целью процесса отбора.

Повсюду мы находим подобные несовершенства адаптации, которые указывают на то, что они должны зависеть от процессов отбора. Таким образом, многие цветы посещают насекомые, отличные от тех, которые их опыляют, и они не приносят им никакой пользы, а просто отнимают у них нектар и пыльцу; самые красивые приспособления многих цветов, такие как *глициния*, которые направлены на перекрестное оплодотворение пчелами, оказываются бесполезными, потому что древесные пчелы и смирные пчелы прокалывают отверстия в нектарниках снаружи и таким образом достигают нектара кратчайшим путем. Я не знаю, делают ли пчелы на родине *глицинии* то же самое, но в любом случае они не могут нанести ощутимого вреда виду, поскольку в противном случае были бы запущены процессы отбора, которые тем или иным способом предотвратили бы повреждение, будь то путем образования жалящих волосков, или волосков с жгучим выделением, или каким-либо другим способом. Если бы фактическое строение растения делало это невозможным, вид стал бы менее многочисленным и постепенно вымер бы.

Таким образом, относительное несовершенство цветочных приспособлений, которые в целом столь достойны восхищения, дает дополнительное указание на то, что их происхождение обусловлено процессами отбора.

ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ПРИМЕЧАНИЕ К ГЛАВЕ X.

Было отмечено, что глава о происхождении цветов в немецком издании не содержит обсуждения и опровержения возражений, которые до недавнего времени выдвигались против теории цветов, выдвинутой Дарвином и Германом Мюллером. Я признаю, что эта глава показалась мне настолько гармоничной и всесторонне проработанной и в то же время настолько убедительной в отношении реальности процессов отбора, что слабые возражения против нее и попытки оппонентов найти другое объяснение феномену вполне могут быть проигнорированы в этой книге.

Однако здесь можно кратко упомянуть наиболее важные из этих возражений и контртеорий.

Плато в Генте был первым, кто собрал *факты* которые, по-видимому, противоречили дарвиновской теории цветов; он заметил, что насекомые избегали *искусственных* цветов, даже когда они были неотличимы по цвету от натуральных, насколько могли воспринимать наши глаза, и из этого он сделал вывод, что насекомых направляет к цветам не цвет, что они находят цветы не столько зрением, сколько обонянием. Но при выводах из экспериментов такого рода требуется большая осторожность. Однажды я разместила искусственные маргаритки (*Chrysanthemum leucanthemum*) среди натуральных в просторной рамке на открытом воздухе, и долгое время мне не удавалось увидеть, как ни одна из многочисленных бабочек (*Vanessa urticae*), которые летали вокруг настоящих хризантем, села на один из искусственных цветов. Насекомые часто пролетали довольно близко к ним, не обращая на них ни малейшего внимания, и я был склонен заключить, что они либо сразу почувствовали разницу, либо не уловили аромата живых цветов в искусственных. Но в течение нескольких дней в моем присутствии дважды случалось, что бабочка садилась на один из искусственных цветов и *настойчиво шарил по нему полностью вытянутой трубкой, чтобы найти вход в мед*. Только после длительных тщетных попыток он прекратил это занятие и улетел. То, что пчелы руководствуются зрением при посещении цветов, было показано А. Форелем, который отрезал весь хоботок вместе с усиками у смирных пчел, которые нетерпеливо роились вокруг цветов. Таким образом, он лишил их всего обонятельного аппарата, и тем не менее они слетели со значительной высоты прямо на те же цветы. Английского наблюдателя, г-на Г. Н. Булмана, убедили в согласии с Плато, что пчелам совершенно безразлично, синего, красного или просто зеленого цвета цветки, если только они содержат мед, и что, следовательно, пчелы не могли играть никакой роли в развитии синих цветков, как предполагал Герман Мюллер, и что они не могли отдавать предпочтения синему или какому-либо другому цвету, как заключили сэр Джон Лаббок и другие из своих экспериментов. Это верно в той мере, в какой пчелы питаются зеленоватыми цветами липы так же жадно, как темно-синей горечавкой на альпийских лугах или красными цветами вейгелии, шиповника в наших садах или желтых лютиков (*Ranunculus*) на наших лугах; они не презируют ничего, что приносит им мед. Но из этого, конечно, не следует, что пчелы не могли при определенных обстоятельствах оказывать отборочного влияния на закрепление и усиление новой цветовой разновидности цветка. Это не столько вопрос о *цветовых предпочтениях*, в человеческом понимании, со стороны пчел, сколько обольшей заметности этого цвета в среде, характерной для цветка, и о степени соперничества, с которым пчелы сталкиваются со стороны других насекомых в отношении того же цветка. В отдельных случаях это было бы

трудно продемонстрировать, тем более что мы можем составить лишь приблизительное представление о способности насекомого различать цвета и не можем судить, какое значение имеют цвета отдельных цветков на мозаичном изображении цветущего луга. И все же это важный момент, поскольку, как только пчелы воспринимают один цвет легче, чем другой, преобладание этой цветовой разновидности над другими обеспечено, поскольку ее будут чаще посещать. Точно так же мы не можем догадаться в отдельных случаях, почему один вид цветка должен источать аромат, в то время как близкородственный вид этого не делает. Но когда мы вспоминаем, что многие цветы, приспособленные для посещения двукрылыми насекомыми, обладают тошнотворным запахом падали, благодаря которому они не только привлекают мух, но и отпугивают других насекомых, мы легко можем представить случаи, когда для цветка было важно, чтобы пчелы могли его легко найти, не выдавая себя своим приятным ароматом другим, менее желанным посетителям.

Таким образом, мы можем понять, почему горечавки не имеют запаха, но ярко-синие, если предположим, что их синий цвет более заметен пчелам, чем другим насекомым. Если бы я стал подробно излагать все принципы, которые здесь напрашиваются мне на ум, мне потребовалось бы написать целый раздел, а я не желаю этого делать, пока не смогу выдвинуть гораздо большее количество новых наблюдений, чем я в настоящее время в состоянии сделать. Все, что я хочу здесь сделать, это призвать сомневающихся к скромности и напомнить им, что эти вопросы чрезвычайно сложны, и что мы должны быть рады и благодарны за то, что такие опытные наблюдатели, как Дарвин и Герман Мюллер, дали нам некоторое представление о принципах, связывающих факты, вместо того, чтобы всякий раз, когда мы сталкиваемся с каким-нибудь небольшим, на первый взгляд противоречивым фактом, который на самом деле может быть вполне правильным сам по себе, воображать, что вся теория развития цветов с помощью насекомых опровергнута. Давайте лучше попытаемся понять эти факты и расставить их по своим местам, как камни нового здания.

Часто противоречие является просто результатом несовершенных теоретических представлений его первооткрывателя, как мы уже показали в отношении Нагели. Булман также воображает, что он доказал, что пчелы не делают различий между различными разновидностями цветка, но посещают их без разбора с одинаковым рвением, вызывая таким образом скрещивание всех разновидностей и препятствуя тому, чтобы какая-либо из них стала доминирующей. Но относятся ли сорта, которые мы сажаем бок о бок в наших садах, к тому виду, который выведен пчелами? То есть, являются ли их *различия такими, которые склоняют чашу весов в пользу или против визитов пчел*? Если бы одно было меньше, другое пчелам было бы легче заметить; или если бы одно было более ароматным или имело аромат, более приятный для пчел, чем другое, результат эксперимента, вероятно, был бы совсем другим.

Было высказано еще одно возражение. Говорят, что пчелы, хотя и ограничены, как сами, так и их потомки, исключительно цветочным рационом, не настолько постоянны *по отношению к конкретному цветку*, как того требует теория. Они действительно проявляют "значительное постоянство" и часто посещают большое количество цветов одного и того же вида подряд, но теория требует, чтобы они ограничивались не только этим одним видом, но и *единственной разновидностью* этого вида. Эти взгляды показывают, что их авторы не продвинулись далеко в понимании природы отбора. Природа оперирует не отдельными цветами, а их миллионами и мириадами, и не цветами одной весны, а цветами сотен и тысяч лет. Как часто конкретная пчела может бесполезно переносить пыльцу на незнакомый цветок, не снижая тем самым совокупность семян настолько, что существование вида кажется поставленным под угрозу, или как часто она может удобрять пестик полезной

разновидности пылью родительского вида, не прерывая и не препятствуя процессу эволюции разновидности, никто из смертных не может подсчитать, и то, чего требует теория, можно сформулировать только таким образом: постоянство пчел в их посещениях цветов должно быть настолько велико, чтобы в среднем образовывалось количество семян, достаточное для сохранения вида. из этого вида. А что касается трансформации вида, то привлекательность, которую полезная разновидность имеет для пчел, должна быть в среднем *несколько сильнее* привлекательности родительского вида. Как только это произойдет, семена данной разновидности будут образовываться в преобладающем количестве, хотя не все они могут быть совершенно чистыми с самого начала, и постепенно, в ходе поколений, растения новой разновидности будут все больше и больше преобладать над растениями родительской формы и, наконец, останутся одни. В первом случае мы имеем перед глазами доказательство того, что, несмотря на несовершенное постоянство пчел, образуется достаточное количество семян для обеспечения существования вида. Или мистер Булман делает вывод из того факта, что пчелы *не совсем постоянны*, что цветы вообще не оплодотворяются пчелами?

Я не могу завершить это замечание, не коснувшись вкратце того, что внесли противники теории цветка и какое объяснение фактам они готовы предложить.

В своей важной работе "*Механико-физиологическая теория организма*", опубликованной в 1884 году, Негели, как убежденный противник теории отбора, попытался дать объяснение. Он вполне осознавал, что его предположения о внутреннем "принципе совершенствования" было бы недостаточно для объяснения взаимной адаптации цветов и насекомых, и он относит превращение первых незаметных соцветий в цветы к механическому раздражению, которое посещающие их насекомые оказывали на части цветка. Нажимом своих шагов, толчками и прощупыванием хоботком они, по его словам, постепенно превратили, например, маленькие покровные листочки у основания сосуда для пыльцы в большие цветочные лепестки, вызвали превращение коротких цветочных трубочек в длинные, а пыльцы, когда-то сухой и пылящей, в прочно прилипшую массу, образующуюся в лепестках пыльников наших современных цветов. Окраска цветков зависит, по его словам, от воздействия света, что, безусловно, объясняет желтое кольцо на синем фоне незабудки не больше, чем многие другие указатели нектара, указывающие насекомому путь к меду. Негели работает с принципом Ламаркизма самым смелым образом и с той же *наивностью*, что и сам Ламарк в свое время, то есть не предлагая никаких объяснений относительно того, каким образом мельчайший отпечаток, оставленный, скажем, лапкой или хоботком насекомого на цветке, должен передаваться цветам последующих поколений. Он обращается с бесконечной цепью поколений так, как если бы это был один индивид, и оперирует своими "светскими" стимулами и "слабыми стимулами, сохраняющимися на протяжении бесчисленных поколений", как если бы они были доказанным фактом. Но я даже не касался вопроса о том, могли ли эти "стимулы" вызвать изменения, которые он им приписывает, даже если бы они постоянно воздействовали на цветок. Как чешуевидные покрывающие сосуды для пыльцы листья могли стать крупнее и напоминать лепестки из-за того, что по ним ступала лапка насекомого, понять так же трудно, как и то, почему медовая трубка должна *становиться длиннее* из-за сосания меда бабочкой: не может ли она с таким же успехом стать *шире*, уже или даже *короче*? Я не вижу убедительной причины, по которой это должно стать *длиннее*! И даже если бы это было так, он обязательно продолжал бы удлиняться с течением времени, а это не так, поскольку мы находим венчики всевозможной длины, но, *следует отметить, всегда в гармонии с длиной хоботка посетившего нас насекомого*.

Подобным образом Хенслоу недавно попытался связать происхождение цветов с механическим раздражением, оказываемым на них посетившими их насекомыми. "Насекомое, подвешенное к нижнему лепестку цветка, удлиняет его своим весом, и удлинённый лепесток передается по наследству".... "Раздражение, вызываемое его лапками при ходьбе по цветку, вызывает появление красящего вещества, и цвет передается аналогичным образом".... "Когда оно ищет мед, оно вызывает приток сладкого сока к этой части, и это также передается по наследству!"

В этом случае также просто считается само собой разумеющимся, что каждое незначительное мимолетное раздражение не только производит ощутимый эффект, но и что этот эффект передается. В более поздней лекции нам придется подробно обсудить вопрос о наследовании функциональных модификаций. Здесь достаточно сказать, что, если бы такого рода передача действительно имела место даже в случае таких незначительных и преходящих изменений, не могло бы быть никаких споров относительно правильности "принципа Ламарка", поскольку можно было бы с уверенностью продемонстрировать, что каждое достаточно сильное и продолжительное раздражение производит эффект. Когда бабочка, свободно парящая в воздухе, высасывает мед из трубочки, раздражение должно быть почти аналогичным тому, которое вызывается легким движением расчески по нашим волосам, и предполагается, что это приводит к постепенному удлинению венчика цветка!

Выделение меда также зависит от постоянного раздражения хоботка! Тогда "обманчивые цветы", подобные упомянутому нами циприпедиуму, вообще не могли бы существовать, поскольку они не содержат меда, хотя хоботок пчелы должен вызывать у них такое же раздражение, как и у других орхидей, содержащих мед. Более того, вся эта "теория" прямого действия является лишь грубой и кажущейся интерпретацией, которая объясняет условия лишь постольку, поскольку их можно увидеть издали; она терпит неудачу, как только они более точно изучаются; все значительные различия в положении меда, его укрытие от разумных насекомых, его защита от дождя с помощью волосков и от непрошенных гостей с помощью липких выделений, развитие трубки-венчика, длина которой соответствует длине хоботка посещающего насекомого, развитие шпор на цветке, короче говоря, все многочисленные различия в расположении меда. изобретения, которые имеют отношение к перекрестному оплодотворению насекомыми, остаются совершенно непонятными в свете этой теории - это просто более жалкое объяснение для тех, кто продолжает бороться против принятия теории отбора.....

ЛЕКЦИЯ XI

ПОЛОВОЙ ОТБОР

Декоративная окраска самцов бабочек и птиц—Интерпретация Уоллеса—Преобладание самцов—Выбор самок—Зрение у бабочек—Привлекательные запахи—Запах чешуи—Благоухание самок—Границы естественного и полового отбора четко не определены—Запахи определенных видов—Запахи других животных в период размножения—Пение цикад и птиц—Разнообразие последовательно приобретаемых украшений—Колибри—Замена других вспомогательных средств ухаживания вместо личных украшений—Органы обоняния самцов насекомых и крабов—Приспособления для захвата и удерживающий самку—

Небольшой размер некоторых самцов—Оружие самцов, используемое в борьбе за самок—Глаза—тюрбаны у эфемерид—Капюшоны, которые можно надуть на голову птиц—Отсутствие вторичных половых признаков у низших животных—Передача мужских признаков самкам—Ликены—Попугаи—Мода, действующая в филетических модификациях окраски—Рисунок отметин на верхней поверхности крыла бабочки проще, чем на нижней стороне—
Заключение.

В процессе Естественного отбора мы нашли объяснение многочисленным эффективным приспособлениям у растений и животных в том, что касается формы, окраски и обмена веществ, самых разнообразных орудий и защитных приспособлений, существования тех форм растений, которые мы называем цветами, инстинктов и так далее. Происхождение наиболее характерных частей целых отрядов насекомых может быть понято только как адаптация к окружающей среде, вызванная естественным отбором. Впечатленные этим, мы должны теперь спросить, не могут ли все трансформации организмов быть отнесены к адаптации к постоянно меняющимся условиям жизни? Мы вернемся к этому вопросу позже, но пока мы далеки от того, чтобы ответить на него утвердительно, поскольку, несомненно, существует очень много признаков, по крайней мере у животных, которые не могли быть обязаны своим возникновением естественному отбору в той форме, в какой мы его изучали до сих пор.

Как можно было бы отнести великолепное оперение колибри, фазанов, попугаев, чудесный цветовой рисунок стольких дневных бабочек к процессу естественного отбора, если все эти признаки не могут иметь никакого значения для их обладателей в борьбе за существование? Или какую пользу в борьбе за существование могло бы принести райской птице обладание ее великолепным убором из перьев; или какую пользу может принести лазурно-голубая переливчатость *морфо* из Бразилии, которая делает ее заметной издали, когда она играет в кронах пальм? Мы могли бы, конечно, предположить, что они являются предупреждающими признаками невкусности, как у геликонид или ярко окрашенных гусениц, но, во-первых, эти веселые создания ни в коем случае не несъедобны, и их действительно сильно преследуют; и, во-вторых, самки имеют совершенно иную, гораздо более темную и простую окраску. Сверкающее великолепие всех этих райских птиц и колибри, а также многих бабочек присуще только мужскому полу. Самки только что упомянутых птиц темного цвета и без блестящих декоративных перьев самцов; они невзрачные — совсем как самки многих бабочек. Альфред Рассел Уоллес предположил, что объяснение этого кроется в большей потребности самок в защите, поскольку, как хорошо известно, они обычно выполняют работу по вынашиванию потомства и, таким образом, часто подвергаются нападениям врагов. Несомненно, темная и неприметная окраска многих птиц и бабочек зависит от этой потребности в защите, но это не объясняет яркую окраску самцов этих видов. Или, может быть, они не требуют дополнительных объяснений, кроме того, что они являются, так сказать, случайным вторичным результатом структурных отношений перьев и чешуи крыльев соответственно, что принесло с собой какое-то другое преимущество, не известное нам? Возможно, что-то подобное красному цвету крови у всех позвоночных, от рыб и выше, не может быть полезным на том основании, что нам он кажется красным, а потому, что это выражение химического состава гемоглобина, вещества, необходимого для обмена веществ, которое здесь обладает вторичной и по сути своей совершенно неважной особенностью отражать красные лучи света.

Никто не может всерьез поверить в это в отношении бабочек, если знает, что их окраска зависит от чешуи, которая густо покрывает крылья и значение которой, по крайней мере частично, заключается просто в придании крылу той или иной окраски. Они дегенерируют

или бесцветны среди бабочек с прозрачными крыльями, и их цвет частично зависит от пигмента, частично от флуоресценции и интерференции, обусловленных тонкой микроскопической структурой системы пересекающихся линий на слабо окрашенных чешуйках. Чешуйки наших самцов "голубых" бабочек (*Лусæла*) кажутся голубыми только из-за своей структуры, в то время как коричневые чешуйки их самок - из-за коричневого пигмента. Если удалить пигмент с чешуи самки кипячением с едким поташем, а затем высушить, она не будет выглядеть синей, как у самца; следовательно, чешуя самца должна обладать чем-то таким, чего нет у самки.

Еще менее кто—либо будет расположен рассматривать изумительное великолепие оперения самца райской птицы, с его стоячими воротничками, блестящими, как полированный металл, на шее, груди или плечах, с его хохолками, с его особо декоративными перьями, выделяющимися на фоне остального оперения, на голове, крыльях или хвосте, с его похожим на гриву пучком свободных, свисающих перьев на животе и по бокам, короче говоря, с его необычным, разнообразным и уникальным набором перьев, как простой непреднамеренный аксессуар эффект платья из перьев, созданного для полета и защитного тепла. Такая бросающаяся в глаза, разнообразная и необычная специализация оперения должна иметь какое-то другое значение, отличное от только что указанного.

Альфред Рассел Уоллес рассматривает эти отличительные черты самцов как выражение большей энергии и более активного метаболизма самцов, но не доказано, что энергия самцов птиц больше, чем у самок, и нелегко понять, почему для получения поразительно яркой окраски необходим более активный метаболизм, чем для получения темной или защитной окраски. Более того, как у птиц, так и у бабочек встречаются ярко окрашенные самки, а у почти родственных видов самцы могут быть либо великолепными, либо совсем невзрачными, как самки.

Дарвин относит происхождение этих вторичных половых признаков к процессам отбора, совершенно аналогичным процессам обычного естественного отбора, с той лишь разницей, что в данном случае целью является не сохранение вида, а достижение размножения отдельной особью. Самцы в какой-то степени вынуждены бороться за обладание самками, и каждое небольшое изменение, которое позволяет самцу овладеть самкой с большей готовностью, чем его соседу, имеет по этой причине большую вероятность быть переданным потомкам. Таким образом, привлекательные вариации, которые однажды появляются, будут передаваться все большему количеству самцов вида, и среди них всегда будут те, кто обладает данным признаком в наивысшей степени, которые будут иметь наилучшие шансы найти себе пару, и, таким образом, признак будет продолжать усиливаться до тех пор, пока будут появляться вариации в этом направлении.

Однако необходимо принять два вида предварительных условий. Как обычный естественный отбор никогда не смог бы сработать, если бы не тот факт, что в каждом поколении огромное количество особей, фактически большинство из них, погибает, не успев размножиться, так и процесс полового отбора никогда не смог бы сработать, если бы каждый самец был в конечном счете способен заполучить себе пару, независимо от того, какой степенью привлекательности для последней он обладал. Если бы количество самцов и самок было равным, так что на одного самца всегда приходилась бы одна самка, то ни у самца, ни у самки не могло бы быть выбора, поскольку всегда оставалось бы достаточное количество особей обоих полов, так что ни у одного самца не было бы необходимости оставаться незамужним.

Но это не так: пропорции полов очень редко равны 1 : 1; обычно преобладает количество мужчин, реже женщин. Среди птиц самцы обычно составляют большинство, еще больше среди рыб; а среди дневных бабочек на одну самку часто приходится сотня самцов (Бейтс), хотя, по-видимому, есть несколько тропических Papilionidae, среди которых самки имеют скорее преобладание. Дарвин обратил внимание на тот факт, что о большей редкости самок можно судить даже по прейскурантам бабочек, составленным покойным доктором Штаудингером в связи с его бизнесом, поскольку цены на самок большинства видов, за исключением самых распространенных, намного выше, чем на самцов, часто в два раза выше. Во всем списке из многих тысяч видов есть только одиннадцать видов ночных чешуекрылых, у которых самцы дороже самок.

Среди поденок, или эфемерид, также большинство составляют самцы; у многих из них на одну самку приходится шестьдесят самцов; но есть и другие виды насекомых, такие как стрекозы (Libellulidae), у которых самок в три-четыре раза больше. Следует помнить, что существуют также некоторые виды насекомых, такие как тля, которые стали способны к партеногенетическому размножению и у которых самцы вымирают, например, у *Cerataphis* в британских оранжереях орхидей.

Таким образом, первый постулат, подразумеваемый в "половом отборе", а именно, что число особей обоих полов неодинаково, выполняется в Природе; теперь мы должны выяснить, можно ли также рассматривать как реальность второе постулируемое условие — право выбора.

Этот момент оспаривался со многих сторон, и даже одним из основоположников всей теории отбора Альфредом Расселом Уоллесом. Этот натуралист сомневается, осуществляется ли выбор между птицами любого пола в отношении спаривания, и утверждает, что, даже если бы выбор мог быть, он не мог бы привести к таким различиям в цвете и характере оперения, поскольку это предполагало бы наличие схожих вкусовых пристрастий у самок на протяжении многих поколений. Аналогичным образом были поставлены под сомнение, можно ли сказать, что бабочки обладают какой-либо реальной властью сексуального выбора, и действительно ли более красивый самец как таковой предпочтительнее менее красивого поклонника.

Следует признать, что прямое наблюдение за выбором затруднительно, и что пока очень мало что можно сказать с уверенностью по этому вопросу. Но, в конце концов, существуют некоторые точные наблюдения над млекопитающими и птицами, которые доказывают, что самка проявляет активную склонность к определенному самцу или нежелание к нему. Если мы будем твердо придерживаться этого факта и добавим к нему, что отличительные признаки самцов чудесным образом развиваются в период ухаживания и проявляются перед самками, и что они появляются только у млекопитающих, птиц, амфибий и рыб во время половой зрелости, мне кажется, не может быть никаких сомнений в том, что они предназначены для того, чтобы очаровать самок и побудить их отдаться самцам. Противники теории полового отбора придают слишком большое значение единичным случаям; они воображают, что каждая самка должна делать выбор между несколькими самцами. Но теория полового отбора не требует этого, так же как теория естественного отбора не требует предположения, что каждая особь вида, которая лучше приспособлена к борьбе за существование, обязательно должна выжить и достичь размножения, или, наоборот, что менее приспособленная особь обязательно должна погибнуть.

Все, чего требует теория, - это чтобы процессы отбора и элиминации в среднемобеспечивали достижение своих целей, и точно так же теория полового отбора не

нуждается в предположении, что каждая самка в состоянии осуществлять скрупулезный выбор из стаи самцов, но только в том, что в среднем отбираются самцы, более приятные самкам, а менее приятные отвергаются. Если это так, то это должно привести к тому, что мужские признаки, наиболее привлекательные для самок, получают преобладание и все более и более прочно утвердятся в виде, усиливаясь по интенсивности и, наконец, становясь стабильным достоянием всех самцов.

Когда мы углубимся в детали, мы увидим, что *особые качества* отличительных мужских признаков в точности такие, какими они были бы, если бы они были обязаны своим существованием процессам отбора; другими словами, с этой точки зрения феномен декоративных половых признаков можно понять до определенного момента. Мне кажется, что мы обязаны принять процесс полового отбора как действительно действующий, и вместо того, чтобы подвергать его сомнению, поскольку выбор самок редко может быть установлен непосредственно, мы должны скорее вывести из многочисленных половых признаков самцов, которые имеют значение только в отношении ухаживания, что самки данного вида чувствительны к этим отличительным признакам и действительно способны осуществлять выбор.

По крайней мере, на мой взгляд, не остается сомнений в том, что "половой отбор" Дарвина является важным фактором трансформации видов, даже если я принимаю во внимание только те вторичные половые признаки, которые связаны с ухаживанием. Мы увидим, однако, что существуют и другие, в отношении происхождения которых в результате процессов отбора сомнения еще менее обоснованны, и исходя из которых, по этой причине, мы можем вернуться к признакам ухаживания.

Первое начало трансформации даже при обычном естественном отборе не следует понимать как результат отбора, но следует рассматривать как *данную вариацию* (причины которой мы обсудим позже); только увеличение таких зарождающихся вариаций в определенном направлении может зависеть от естественного отбора, и они *должны* зависеть от него в той мере, в какой преобразования являются целенаправленными. Итак, все вторичные половые признаки могут быть признаны полезными, за исключением только декоративных различий, хотя они также, несомненно, представляют собой усиление первоначально незначительных вариаций. Должны ли мы тогда рассматривать только их как простой результат внутренних импульсивных сил организма, в то время как в случае аналогичных половых признаков для выслеживания, поимки и удержания самки и так далее увеличение и направление должны быть отнесены к процессам отбора? Но если в декоративных половых признаках вообще есть какая-то польза, то она может заключаться только в их большей привлекательности для самок, и это может иметь какое-либо значение только в том случае, если самки обладают, в определенном смысле, способностью выбора. Следовательно, независимо от прямых наблюдений за фактическим проявлением выбора, наша цепочка рассуждений должна была бы вынудить нас предположить, что такая способность выбора существовала, и я немедленно рассмотрю это более точно.

Если мы более внимательно рассмотрим декоративные, отличительные признаки самцов, мы обнаружим, что они бывают очень разнообразных видов. Самцы многих животных отличаются от самок главным образом большей красотой формы и особенно окраски. Это имеет место у многих птиц, некоторых земноводных, таких как водяная саламандра, многих рыб, многих насекомых и, прежде всего, у суточных чешуекрылых. Особенно среди птиц диморфизм между полами находится в очевидной связи с избытком числа особей мужского пола, или — что практически одно и то же — с полигамией. Ибо, когда самец присоединяет к себе четырех или десять самок, результат получается такой же, как если бы количество

особей женского пола было разделено на четыре или на десять. Таким образом, полигамные птицы и фазаны имеют великолепную окраску у мужского пола, в то время как моногамные куропатки и перепела имеют одинаковую окраску у обоих полов. Конечно, "красивый" — понятие относительное, и мы не должны просто предполагать, что то, что кажется красивым нам, кажется таковым всем животным; и все же, когда мы видим, что все птицы-самцы, которые по нашему вкусу красиво украшены - будь то колибри, фазаны, райские птицы или скалистые петухи (*Rupicola crocea*), разворачивают свои "перьевые круги", "веера", "воротнички" и так далее перед глазами самок в период размножения и демонстрируют их во всем блеске, мы должны заключить, что в этих случаях самцы птиц, которые являются прекрасными декоративными птицами, на наш вкус, — будь то колибри, фазаны, райские петухи или скалистые петухи. По крайней мере, в некоторых случаях вкус человека совпадает со вкусом животных. То, что птицы обладают острым зрением и различают цвета, хорошо известно; недаром служебные ягоды и многие другие ягоды, подходящие для птиц, красные, ягоды омелы белые в отличие от вечнозеленой листвы этого растения, ягоды можжевельника черные, так что они выделяются среди зимних снегов; следовательно, в этом направлении нет никаких трудностей на пути полового отбора.

Даже у гораздо более низших животных, таких как бабочки, мне кажется, нет оснований предполагать, что они не видят великолепных цветов и часто очень сложных отметин - полос и глазных пятен - на крыльях своих собратьев того же вида. Конечно, если бы каждая грань глаза насекомого производила только одно зрительное впечатление, как предполагал Йоханнес Мюллер, то даже глаз с 12 000 гранями давал бы лишь приблизительное и нечеткое изображение объектов, находящихся на расстоянии более нескольких футов, и, признаюсь, долгое время я рассматривал это как препятствие на пути отнесения полового диморфизма бабочек к процессам отбора. Но теперь мы знаем, благодаря Экснеру, что это не так; мы знаем, что каждая грань дает небольшое изображение, и не "перевернутое", а "вертикальное", и эксперимент с вырезанным глазом насекомого непосредственно показал, что он отбрасывает на фотографическую пластинку достаточно четкое изображение даже удаленных объектов, таких как оконная рама, большая буква, нарисованная на окне, или даже видимая через нее церковная башня.

Кроме того, строение глаза позволяет несравненно четче видеть близкие объекты, поскольку в этом случае глаза действуют как линзы и обнаруживают гораздо больше мельчайших деталей, чем мы сами способны разглядеть. Следовательно, и здесь нет никаких препятствий для дарвиновской гипотезы о выборе со стороны самок, ибо, хотя из самого строения глаза нельзя продемонстрировать, что насекомые видят цвет и что цвета оказывают на них особенно возбуждающее влияние, все же мы можем с уверенностью вывести это из явлений их жизни. Бабочки летят к ярко окрашенным цветам, и поскольку они находят в них свою пищу, нектар цветов, мы можем считать само собой разумеющимся, что вид цвета их растений, обеспечивающих пищу, связан с приятными ощущениями, и это указывает на то, что схожие цвета у их собратьев могут вызывать аналогичные приятные ощущения.

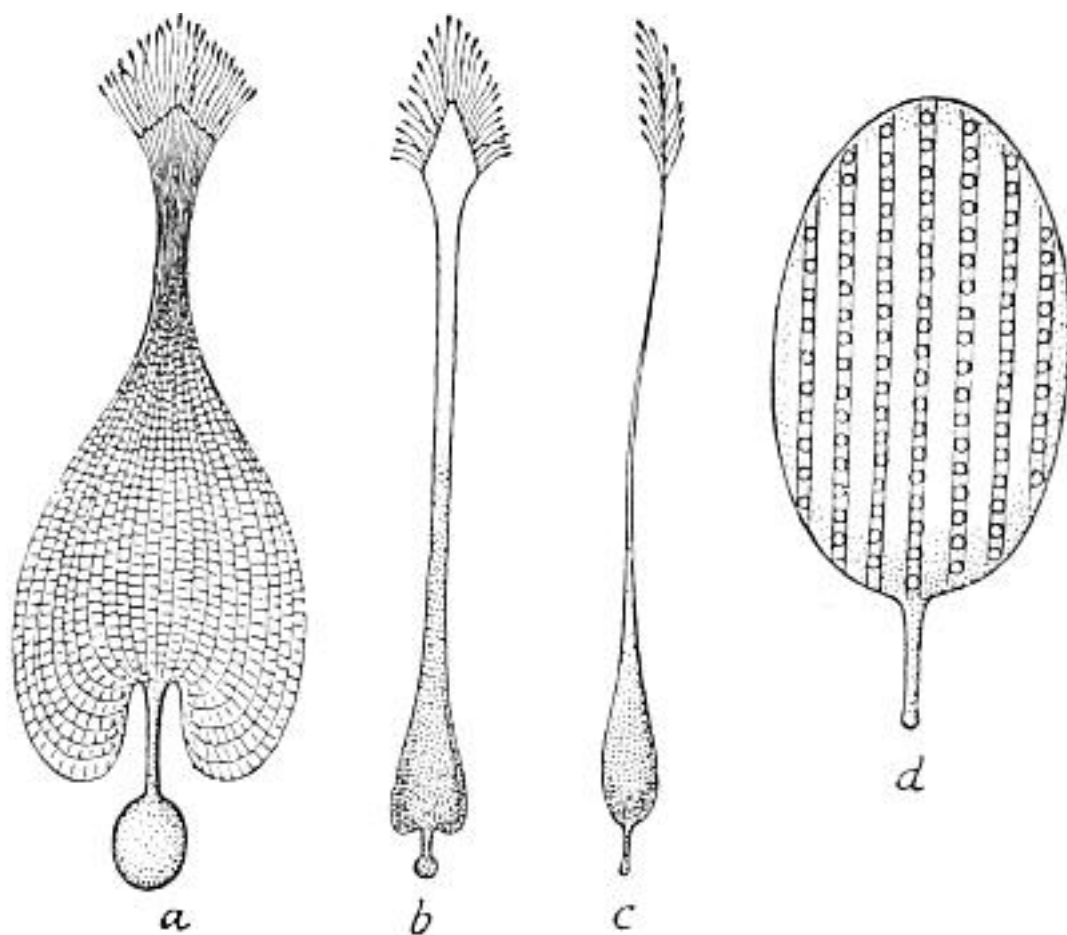


Рис. 53. Пахучие чешуйки дневных бабочек. *a*, у *Pieris*. *b*, у *Argynnis paphia*. *c*, у *Satyrid*. *d*, у *Lycæna*. Все сильно увеличено.

Этот вывод подтверждается, кроме того, тем фактом, что у самцов многих видов бабочек есть еще одно средство возбуждения самок, а именно приятные запахи. Летучие эфирные масла выделяются определенными клетками кожи и выдыхаются в воздух через специально сконструированные чешуйки. Обычно устройство для распространения аромата находится на крыле в виде так называемых пахучих чешуек (*Duftschuppen*), своеобразных модификаций обычных цветных чешуек крыла, но иногда они принимают форму кистообразных пучков волос на брюшке, и во всех случаях они расположены так, что летучий аромат из клеток кожи проникает в них, а затем испаряется через очень тонкие пятна на поверхности чешуи или через кистообразную расширенную бахрому на их кончиках. Многие из них давно были известны энтомологам, потому что их отличие по форме от обычных чешуек привлекало внимание; также было замечено, что они никогда не встречались у самок, а только у самцов. Их значение, однако, оставалось неясным до тех пор, пока, по счастливой случайности, Фриц Мюллер в своем бразильском саду не обнаружил тот факт, что существуют бабочки, которые источают аромат, подобный цветку, а затем тщательное исследование выявило ему связь между этим нежным запахом и так называемой "мужской чешуей". Можно убедиться в правильности наблюдения даже у некоторых наших собственных бабочек, проведя пальцем по крылу недавно пойманного самца садовой белой (*Pieris napi*). Палец будет покрыт белой пылью, стертыми чешуйками крыльев, и у него будет тонкий аромат лимона или бальзама, что доказывает, что аромат прилипает к чешуйкам.

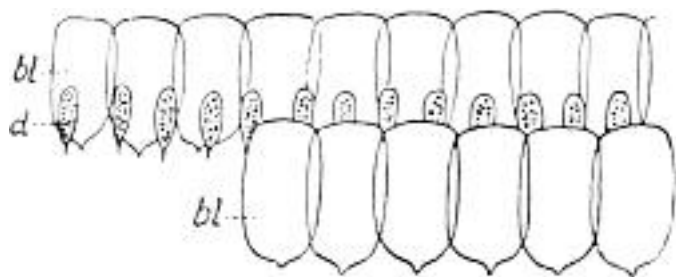


Рис. 54. Участок верхней поверхности крыла самца "голубой" (*Lycæna menalcas*); в честь доктора Ф. Келера. *bl*, обыкновенные синие чешуйки. *d*, пахучие чешуйки. Сильно увеличенный.

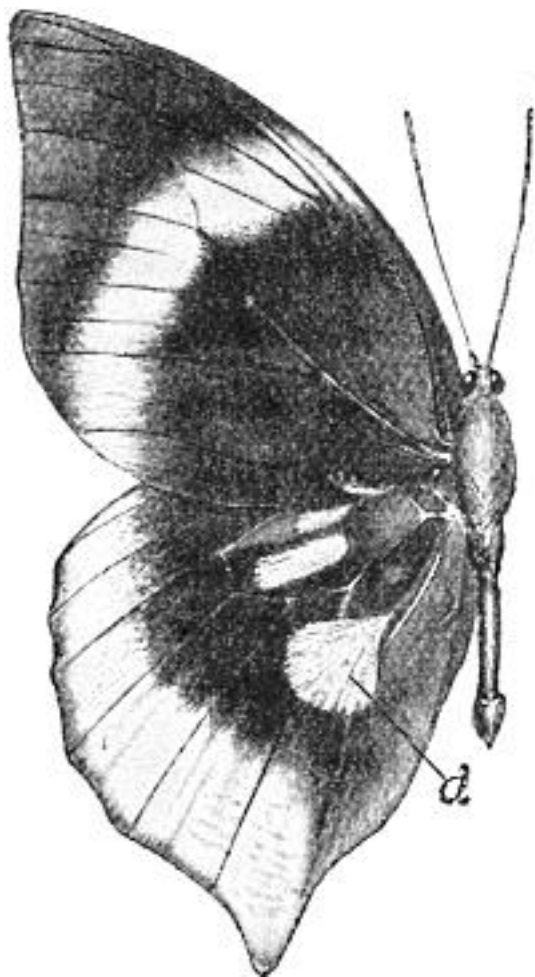


Рис. 55. *Zeuxidia wallacei*, самец, с четырьмя пучками длинных, похожих на щетинки, ярко-желтых пахучих чешуек (*d*) на верхней поверхности заднего крыла.

В последнем случае, то есть у белокрылых (Pieridae) (рис. 53, *a*) пахучие чешуйки распределены довольно равномерно по верхней поверхности крыла, и то же самое верно для наших голубых бабочек, *Lycænnidae*, чьи мелкие лютнеобразные чешуйки показаны отдельно на рис. 53, *d*, но в их естественном положении среди обычных чешуек на рис. 54. У многих других дневных, а также ночных чешуекрылых душистые чешуйки объединены в пучки и локализованы на определенных участках. Затем они часто образуют довольно большие пятна, полосы или кисточки, которые легко видны невооруженным глазом. Так, у самцов различных наших видов травяных бабочек (*Satyridae*) на передних крыльях имеются бархатистые черные пятна, в то время как у рябчика, *Argynnis paphia*, на четырех продольных ребрах переднего крыла имеются угольно-черные полосы, которые отсутствуют у самок и

которые состоят из сотен пахучих чешуек. Некоторые крупные лесные бабочки Южной Америки, напоминающие нашу *Apatura*, несут в середине великолепного зеленого мерцающего заднего крыла густую расширяющуюся кисточку длинных ярко-желтых пахучих чешуек, и аналогичное расположение имеет красивая фиолетовая бабочка Малайских островов, *Zeuxidia wallacei*, изображенная на рис. 55. У многих данаид, которых мы уже рассматривали в связи с мимикой, обонятельный аппарат еще более совершенен, поскольку он погружен в довольно глубокий карман на задних крыльях, и в нем производящие запах, похожие на волосы чешуйки остаются скрытыми до тех пор, пока бабочка не пожелает выпустить аромат наружу. У многих южноамериканских и индийских видов *Papilio* душистые волоски расположены в виде гривы на сгибе края заднего крыла и так далее. Разнообразие этих механизмов чрезвычайно, и они широко распространены как среди дневных, так и ночных чешуекрылых, у последних иногда в виде толстого, блестящего белого войлока, который заполняет загнутую часть края заднего крыла. Во многих случаях аромат можно сохранить, а затем, внезапно развернув складку крыльев, позволить ему вырваться наружу. Но существует великое множество видов бабочек, у которых нет пахучих чешуек, и их часто не хватает у ближайших родственников пахучих видов; очевидно, что они очень позднего происхождения и возникли только после того, как большинство наших современных видов уже было дифференцировано. Часто кажется, что они имеют компенсаторное отношение к красоте цвета, примерно так же, как многие скромно окрашенные цветы обладают сильным ароматом, в то время как, наоборот, многие великолепно окрашенные цветы вообще не имеют запаха. Хотя среди бабочек, как и среди цветов, есть виды, обладающие как красотой, так и ароматом, все же наши самые красивые дневные бабочки, *Vanessas*, *Apaturas* и *Limenitis*, не обладают пахучими чешуйками; и многие неприметные, то есть защитно окрашенные ночные чешуекрылые, сильно пахнут, как и большинство ночных цветов: мне достаточно упомянуть бражника *convolvulus* (*Sphinx convolvuli*), мускусный запах которого был известен энтомологам задолго до открытия из пахучих чешуек.

Однако этот пахучий аппарат всегда присутствует только у самцов. На этом основании не следует полагать, что этот аромат имеет значение средства привлечения, сравнимого с ароматом цветов, который побуждает бабочек посещать их; в самом деле, мы не можем предположить, что запах распространяется на расстояние, поскольку, насколько мы можем судить, он ощущается только в очень коротком радиусе, и на это указывает также разнообразное расположение пахучих органов, которые все рассчитаны на то, чтобы удерживать аромат, а затем — в непосредственной близости от самки — внезапно выпускать его наружу. Очевидно, что это расположение не может иметь никакого другого значения, кроме значения сексуального возбудителя; оно используется для того, чтобы расположить женщину к мужчине, очаровать ее, точно так же, как это делают красивые цветы, в отношении которых мы должны сделать тот же вывод. Именно в этом направлении особенно интересна уже упомянутая связь компенсации между красивыми цветами и приятными запахами, поскольку она подтверждает нашу интерпретацию декоративных цветов как средства сексуального возбуждения. Наиболее нежно пахнущие или наиболее красиво окрашенные самцы были теми, которые больше всего возбуждали самок и, таким образом, легче всего приводили к размножению. Использованное Дарвином выражение о том, что самки "выбирают", следует понимать метафорически; они не делают сознательного выбора, но следуют за самцом, который возбуждает их сильнее всего. Таким образом, возникает процесс отбора среди этих отчетливо мужских характеристик.

Если бы пахучие органы, которые мы обсуждали, были просто средством привлечения внимания, служащим для объявления близости представителя вида, тогда они должны были бы быть не у самцов, а у самок, поскольку самцы ищут их, а не наоборот. Самцы способны выслеживать своих желанных партнерш на больших расстояниях, и известно много замечательных примеров этого, некоторые из них действительно звучат почти сказочно. Следовательно, самки также должны издавать аромат, и, возможно, постоянно, но он гораздо более тонкий, разносится необычайно далеко и совершенно неощутим для нашего слабого обоняния. Возможно, что он вытекает из всех чешуек, покрывающих крылья и тело, ибо, как я давно указывал, все чешуйки сохраняют связь с живыми клетками кожи, какими бы крошечными они ни были, и поэтому вполне возможно, что клетки производят незаметный для нас запах и позволяют ему распространяться через обычные чешуйки, поскольку мужские пахучие чешуйки обязаны своим эфирным маслом крупным железоподобным клеткам гиподермы, на которой они расположены.

Здесь мы очень ясно видим разницу между обычным естественным отбором и половым отбором. Пахучие органы самцов зависят от последних, поскольку они не служат для поддержания вида, но имеют преимущество в соревнованиях по ухаживанию среди самцов за обладание самками, в то время как предполагаемые пахучие клетки самок должны зависеть от естественного отбора, поскольку они имеют общее значение для взаимного обнаружения полов, что в противном случае было бы в большинстве случаев невозможно. Этот гипотетический "видовой нюх", как мы можем его назвать, прежде всего полезен для обеспечения существования вида, и поэтому его следует отнести к естественному отбору. Другой, "мужской запах", может отсутствовать и фактически отсутствует у многих видов, хотя он может быть необходим для размножения в тех случаях, когда он стал специфическим мужским признаком и не мог отсутствовать ни у одного самца, не обрекая его на бесплодие.

То, что "видовой запах" действительно существует, не вызывает сомнений, хотя мы, возможно, и не в состоянии его ощутить. У энтомологов уже давно вошло в привычку ловить самцов более редких чешуекрылых, особенно ночных форм, свободно обнажая пойманную самку. Несколько лет назад я некоторое время держал в своем кабинете с целью определенных экспериментов самок глазчатого бражника (*Smerinthus ocellatus*) и сначала поместил их, без какого-либо специального намерения, в покрытый марлей сосуд возле открытого окна. Уже на следующее утро несколько самцов собрались и сидели на подоконнике или на стене комнаты рядом с сосудом, и, продолжая эксперимент, я поймал в течение девяти ночей не менее сорока двух самцов этого вида, которых, как я никогда не думал, так много в городских садах. Самцы ночных чешуекрылых, очевидно, обладают невероятно тонким органом обоняния, и его носители, антенны, обычно крупнее и сложнее по структуре у мужского пола, чем у женского.

Бабочки - отнюдь не единственные существа, издающие специфический запах в период размножения; многие другие животные делают то же самое, хотя в их случае это не кажется таким приятным нашему обонянию. Верно, что запах мускусного оленя и бобра (*Castoreum*), будучи сильно разбавленными, приятны для человека, но другие, например запахи, издаваемые оленями или хищными животными, очень неприятны для нас, хотя для видов, производящих их, они имеют то же значение, что и другие, и поэтому должны быть отнесены к половому отбору.

Дарвин относил все различные механизмы производства звуков, вплоть до пения птиц, к половому отбору, но вполне вероятно, что естественный отбор также имеет к этому отношение во многих отношениях. Конечно, только самцы издают хорошо известное пение цикад, сверчков, кузнечиков и других птиц, и я не вижу никаких причин сомневаться в том,

что эта "музыка" воздействует на самок, вызывая сексуальное возбуждение. Таким образом, в какой—то степени соперничество между самцами за обладание самками — то есть половой отбор - должно было породить эти механизмы пения; и насколько продолжительными и постепенными должны были быть накопления, которые произвели пение дрозда или соловья из щебетания воробья, мы можем узнать из бесчисленных видов, которые по красоте пения могут находиться между этими двумя крайностями.

Мое предположение о том, что естественный отбор также действовал в случае пения насекомых и птиц, основано на том факте, что многие из наших певчих птиц живут широко разбросанными, и что характерный звук должен быть средством, с помощью которого два пола находят друг друга. То, что они должны найти друг друга, является неперенным условием сохранения вида. Таким образом, хорошо известно, что у каждого вида есть характерная "нота", или любовный зов, который самец издает в период размножения и на который отвечает самка. Из этого простого призыва к любви современная песня многих видов, должно быть, развилась посредством полового отбора.

Примечательно, что и здесь различные отличительные признаки самца часто кажутся взаимоограничивающими или взаимоисключающими. Лучшие певчие среди наших птиц неприметно окрашены, серые или коричнево-серые, и это вряд ли можно рассматривать как случайность, а скорее как результат большей чувствительности самок либо к песне, либо к красоте своих самцов. И поскольку, согласно теории, могли быть усилены только те признаки самцов, которые определили выбор, мне кажется, что эта взаимная исключительность двух видов отличительных признаков является еще одним указанием на реальность полового отбора. Это доказывает — так, по крайней мере, я склонен считать, — что на возбуждение самки существенно повлиял *только один* из признаков самца, что у райской птицы возбуждение вызывал главным образом блеск оперения, в то время как у соловья - главным образом песня.

На это можно было бы возразить, что существуют блестящие бабочки, которые также обладают пахучими чешуйками. Это действительно так; так, у великолепной синей переливчатой *апатуры* из Бразилии на задних крыльях имеется большая желтая кисточка пахучих волосков, и даже у красивых голубых самцов наших ликонид в дополнение к их красивому цвету есть пахучие чешуйки. Но это вряд ли можно рассматривать как противоречие, скорее это исключение, которое тем легче объяснить, что пахучий аппарат представляет собой относительно простое устройство, для эволюции которого не потребовался такой длинный ряд поколений, как сложный певческий аппарат и мозговой механизм певчих птиц.

Более того, возможно также, что пахучие чешуйки возникли позже декоративной окраски, и им было бы сделать это тем легче, что ярко-синий цвет, когда он был полностью развит и был общим для всех самцов вида в равной степени, больше не был отличительным и не оказывал бы особо возбуждающего эффекта, в то время как новый предпочтительный признак у самца оказал бы гораздо более сильное воздействие. Точно так же различные части тела были бы последовательно снабжены декоративными и, следовательно, захватывающими отличительными знаками. Чтобы понять это воздействие на противоположный пол, нам нужно только подумать об аналогичных явлениях в человеческом роде и о том сильно возбуждающем действии, которое оказывает на мужчину вид вторичных половых признаков женщины.

По последовательному появлению новых декоративных признаков после того, как старые стали общими и достигли кульминации, можно легко понять происхождение необычайного

разнообразие декоративного оперения у одного и того же вида птиц, и то же самое верно в отношении сложной декоративной окраски бабочек в той мере, в какой она зависит от полового отбора, а не от других факторов. Детали возникали не все сразу, а одна за другой, и каждый признак продолжал увеличиваться, пока не достиг своего предела увеличения, но всякий раз, когда он становился общим в своем высшем развитии для всех самцов, он не был больше не объектом предпочтения или причиной особенно сильного возбуждения, так что начинался новый процесс отбора в отношении какой-нибудь другой части тела. Таким образом, мы понимаем, как у самцов райских птиц и колибри такое удивительное разнообразие окраски и декоративного оперения сочетается у одного и того же вида.

Любой, кто видел коллекцию колибри Гулда в Лондоне, должен был с изумлением заметить, что среди примерно 130 видов этих красивых маленьких птичек декоративная окраска затронула почти каждую группу перьев на теле. У одного вида маленькие перышки в области горла изумрудно-зеленого, металлически-синего или розового цвета; у другого вида перья на шее превратились в стоячий воротник из розовых перьев с металлическим отливом; или, опять же, маленькие перышки вокруг ушей стоят торчком и ярко окрашены. Иногда мы обнаруживаем, что перья на хвосте удлинены, их может быть всего два, или же различная длина может быть постепенной, как ступеньки; иногда хвост принимает форму клина, или веерообразен, или имеет форму хвоста ласточки, и все это в сочетании с самыми разнообразными цветами и узорами, черным и белым, ультрамариново-синим и так далее. Или это могут быть самые внешние рулевые перья, которые самые длинные, внутренние - самые короткие, или четыре внешних пера широкие, заостренные, направленные наружу и всего вдвое длиннее двух других, которые очень длинные и прямые. У некоторых видов ноги покрыты чем—то вроде тонкого лебяжьего пуха, у других - великолепная металлическая красная шапочка на голове - короче говоря, разнообразие не поддается описанию, как и следовало ожидать, если бы та или иная случайная вариация привлекла благосклонное отношение отбирающего пола и таким образом достигла наивысшей стадии развития.

Декоративная окраска самцов птиц может быть заменена не только силой пения, но и другими способами. Не у всех райских птиц-самцов есть знакомые украшения из перьев. Итальянский путешественник Беккари обратил внимание на вид, самцы которого просто окрашены в коричневый цвет, как и самки других видов. Этот *Amblyornis inornata* привлекает к себе пару во время спаривания очень своеобразным способом, поскольку устраивает посреди первобытных лесов Новой Гвинеи небольшой "сад любви", или беседку, - участок площадью в несколько футов, посыпанный белым песком, на который кладет блестящие камешки, ракушки и ярко окрашенные ягоды. В этом случае развился особый инстинкт, который заменил личное обаяние птицы в глазах самки. Именно по этой причине данный случай, как мне кажется, имеет некоторое теоретическое значение, поскольку он косвенно показывает, что личные достоинства действительно действуют как средство возбуждения и привлечения, если кто-то все еще сомневается в этом.

Все отличительные признаки самца, которые мы до сих пор рассматривали, имели отношение к завоеванию расположения самки, но есть много других вторичных половых признаков, которые используются совершенно иным образом для обеспечения обладания самкой. Я уже упоминал, что у многих бабочек самцы обладают гораздо большим органом обоняния. Усики самцов многочисленных жуков, таких как петушок и его родственники, также намного крупнее и снабжены гораздо более широкими придаточными отростками, чем у самок, и то же самое имеет место у многих низших ракообразных, таких как крупная прозрачная дафнида наших озер, *Leptodora hyalina*. Здесь передняя антенна несет (рис. 56, А и В, at) обонятельные нити; у самки этот придаток маленький и похож на обрубок, в то время

как у самца (А) он вырастает до длинного, несколько изогнутого стержня, который наклонно уходит в воду, и в дополнение к девяти обонятельным нитям самки (*ri*) несет еще от шестидесяти до девяноста (*ri*).

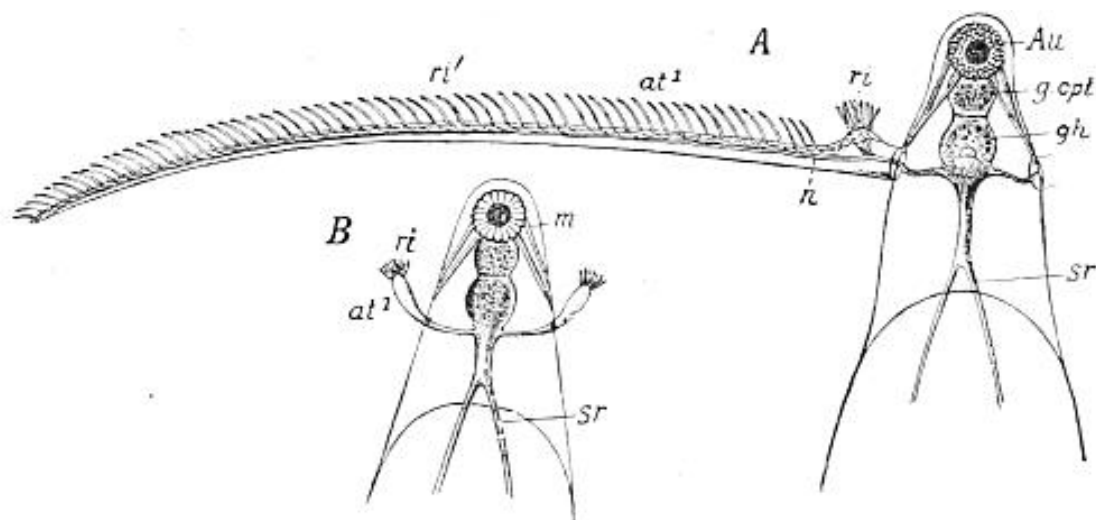


Рис. 56. Гуалиновая лептодора. А, голова самца. В, голова самки. *Au*, глаз. *g. opt*, зрительный ганглий. *g. h.*, мозг. *на* первой антенне с обонятельными нитями *ri* и *ri*. *sr*, ое кольцо пищевода. *n*, нерв. *m*, мышцы.

В этом и многих других подобных случаях не борьба вида за существование так заметно усилила эту отличительную черту самца; несомненно, это борьба самцов между собой, их соперничество за обладание самками. Что касается декоративных различий, то реальность соперничества в ухаживании и окончательная победа наиболее декоративной особи, возможно, все еще вызывает сомнения; но совершенно очевидно, что в среднем самец, который лучше всех чует запах и выслеживает добычу, также легче овладеет самками, чем менее хорошо оснащенный самец. В точности то же самое верно и для тех случаев, когда мужской отличительный признак относится не просто к поиску самки, но к ее крепкому удержанию или, как мы могли бы сказать, к поимке.

Таким образом, у самцов веслоногих ракообразных на передних усиках имеется устройство, позволяющее им накидывать длинную хлыстообразную конструкцию наподобие лассо на голову самки, когда она быстро уплывает. Усики самцов дафний тоже принадлежат к одному роду (*Moina*), развитые в хватательный аппарат, а не в органы обоняния, как у *Leptodora*. На рис. 57 показан самец, на рис. 58 - самка *Moina paradoxa*; первые усики самца не только намного длиннее и сильнее, чем у самки (*на¹*), но и вооружены когтями на конце, так что самцы могут ловить своих самок, как вилкой, и крепко удерживать их. Но даже этого было недостаточно, поскольку, кроме того, самцы большинства дафний обладают большим серповидным, но тупым когтем на первой паре ног (рис. 57, *fkr*), который позволяет им цепляться за гладкий панцирь самки и карабкаться по нему, чтобы занять надлежащее положение для совокупления.

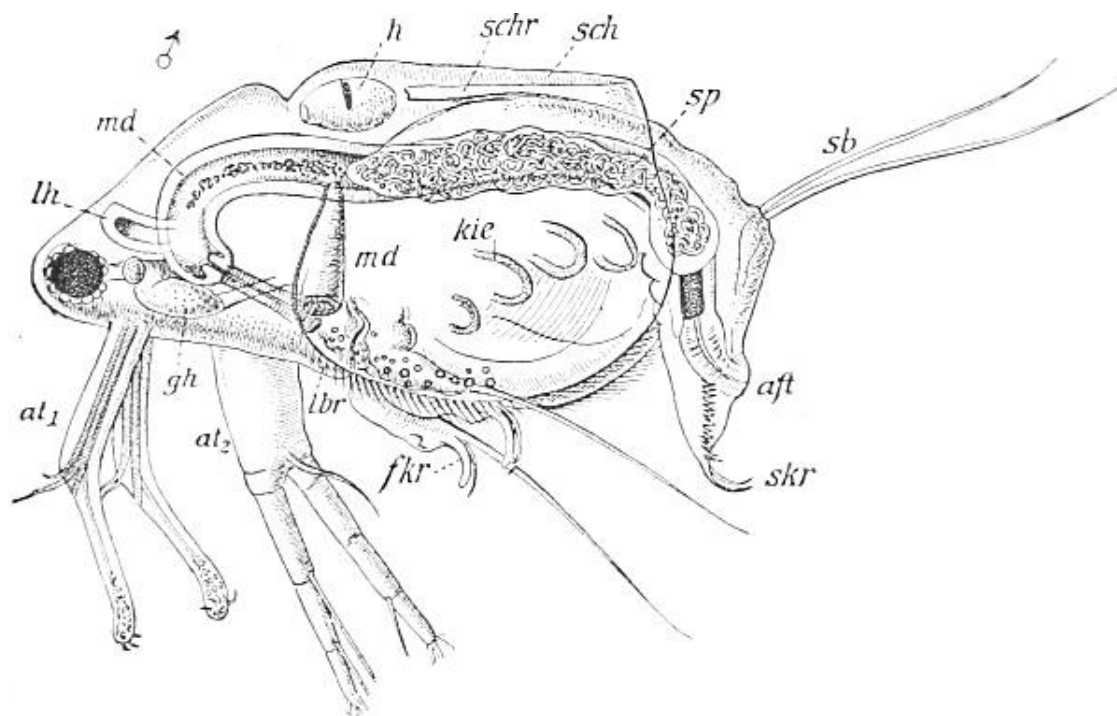


Рис. 57. *Парадоксальная* Мойна, самец. y^1 первые усики с когтями на кончике для захвата самки. na^2 , вторая антенна. fkr , когти на первой паре ног для карабканья. gh , мозг. lbr , верхняя губа. md , нижняя челюсть. md , середина кишечника, с долями печени (lh). h , сердце. sp , семенник. $сзади$, задний проход. sb , хвостовая щетина. skr , когти на хвосте. sch , панцирь. $шр$, полость раковины. kie жаберные пластины. Увеличено в 100 раз.

Если мы исследуем способ происхождения вторичных половых признаков такого рода, мы обнаружим, что оба они, возможно, были усилены половым отбором, поскольку самец с более совершенным серпом быстрее преуспеет в принятии надлежащего положения для совокупления, чем самец с менее совершенным механизмом. Это предположение не основывается на простой теории, поскольку однажды мне по счастливой случайности удалось долгое время наблюдать под микроскопом самку, за панцирь которой цеплялись два самца, каждый из которых пытался столкнуть другого. Тем не менее мне кажется весьма сомнительным, можно ли отнести происхождение этого серповидного когтя к половому отбору, поскольку без этого зажимного органа совокупление у большинства дафний было бы невозможно. Таким образом, серповидный зажим развился не как преимущество одного самца перед другим, а скорее как необходимое приобретение всего семейства, которое, должно быть, развилось у всех видов одновременно с другими особенностями, и особенно с особенностями панциря. Таким образом, конкуренция самцов между собой в данном случае является просто выражением борьбы за существование со стороны вида как такового, и речь идет не просто о признаке, облегчающем самцам овладение самками, но о таком, который обязательно должен был возникнуть, чтобы вид не вымер. Другими словами, в данном случае естественный отбор и половой отбор совпадают.

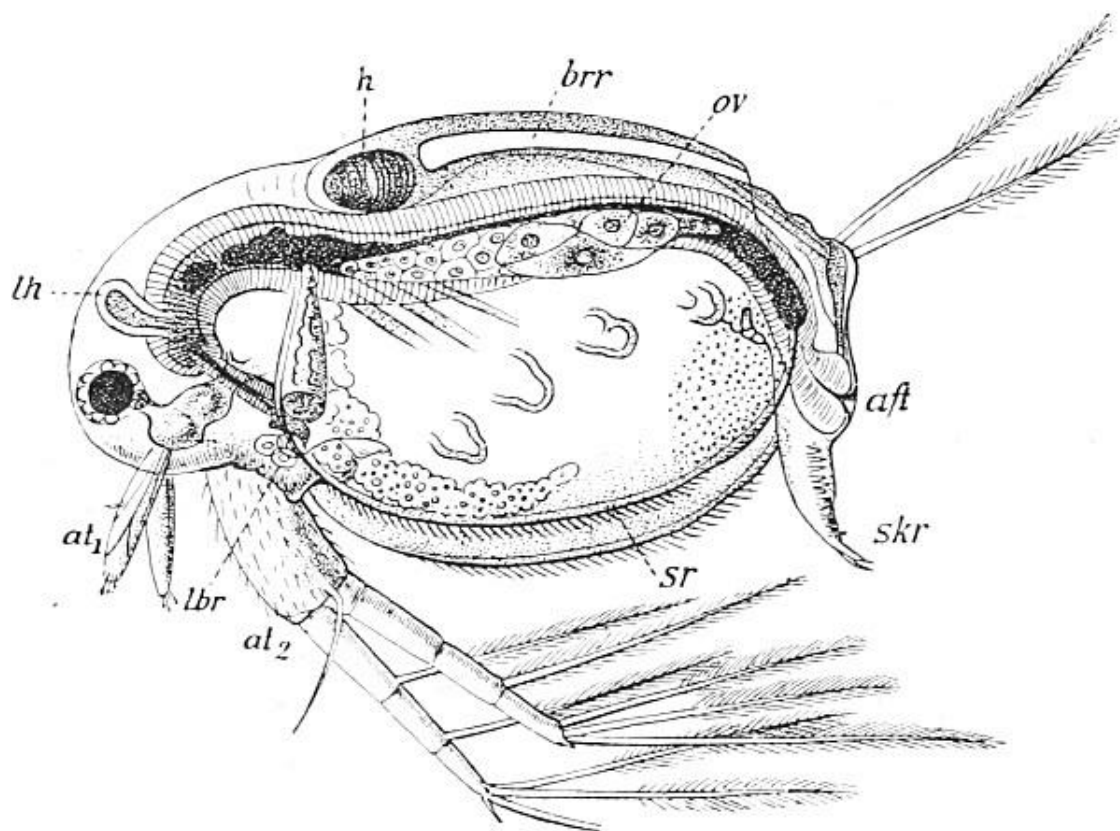


Рис. 58. Парадоксальная мойна, женщина. Буквы рис. 57 применяются с соответствующими изменениями. *brr*, выводковая сумка. *ov*, завязь. *sr*, край скорлупы.

Случай с усиками *Moina*, которые были модифицированы в хватательные органы, совершенно иной; они обязаны своим происхождением не естественному отбору, а половому, поскольку усики такого рода не являются обязательными для существования вида, как мы можем видеть на примере близкородственных родов, *Daphnia* и *Simoccephalus*, где у самцов довольно короткие усики, похожие на обрубки, снабженные обонятельными нитями, которых ненамного больше, чем у самок. Точно так же, как эти дополнительные обонятельные нити были произведены половым отбором, а не обычным естественным отбором, потому что те самцы с более острым обонянием имели преимущество перед теми, у которых оно было более притупленным, так и самцы рода *Moina*, которые могли хватать наиболее надежно, имели преимущество перед теми, которые хватали менее прочно, и таким образом возникли эти два разных вида мужских характеристик. Ни один из них не приносит пользы виду как таковому, а только самцам в их соперничестве за обладание самками.

Но когда речь идет о формировании нового признака у самца, естественный отбор не может протекать иначе, чем половой отбор; процесс отбора в точности тот же: выживают лучше оснащенные самцы, менее оснащенные умирают, не производя потомства; разница заключается только в том факте, что в одном случае улучшение происходит в виде как таковом, в другом случае только в одном поле, при этом существование вида не становится более безопасным. Такие случаи поучительны, потому что они делают отрицание процесса полового отбора совершенно невозможным, если допустить процесс видового отбора. Если процессы отбора вообще действуют как факторы трансформации, они должны действовать даже там, где преимущество принадлежит не виду, а только "внутриполому", и один процесс часто должен перетекать в другой, так что зачастую совершенно невозможно провести точную демаркационную линию между ними.

Многочисленные вторичные половые различия, вероятно, зависят исключительно от видового отбора, то есть включают совершенствование вида в связи с борьбой за существование. Показательный пример мы можем найти в карликовом малом размере самцов у многих паразитических ракообразных, у некоторых червей, у многих коловраток и у усоногих. Вряд ли было выгодно, чтобы отдельный самец был меньше своих собратьев, но для вида было выгодно произвести на свет как можно больше самцов, чтобы обеспечить встречу с самками, и, поскольку огромное количество самцов делало выгодным для вида то, чтобы при их индивидуальном производстве использовалось как можно меньше материала, мы можем легко понять крошечность самцов, а в некоторых случаях, как у коловраток и *бонеллий*, их плохое оснащение, отсутствие питательных органов и эфемерность существования. Морской червь, *Bonellia viridis*, самка которого может достигать фута в длину, - не единственный случай, когда микроскопически маленький самец живет как паразит внутри самки. Среди круглых червей также есть вид, называемый *Trichosomum crassicauda*, открытый Лейкартом у крысы, карликовые самцы которой живут в репродуктивных органах самок. Все это меры по обеспечению размножения вида, который мог бы оказаться под угрозой исчезновения, если бы самцам пришлось разыскивать самок, которые в случае с *Bonellia* живут в норах в скалах на морском дне, а в случае с *Trichosomum* прячутся в мочевом пузыре крысы. Очевидно, что это причина, которая, в дополнение к уже упомянутой, обусловила и породила, или помогла породить, замечательную миниатюрность некоторых самцов.

Из другой категории половых различий мы видим, насколько многими способами видовой отбор и половой отбор играют на руку друг другу. У многих видов животных самцы рвутся в бой, и они вооружены специальным оружием, или превосходят самок по общей силе тела. Поскольку эти самцы борются в буквальном смысле слова за обладание самками, Дарвин относил к половому отбору те отличительные признаки, которые давали более сильному самцу победу над более слабым и, таким образом, возводили победоносные признаки в ранг общих признаков вида. И уж точно не подлежит сомнению, что, например, сила и рога оленя, должно быть, увеличились в результате боев, которые повторялись каждый год в период размножения, ибо в этих битвах всегда побеждает более сильный. То же самое происходит и с силой и оружием многих других самцов животных. Лев эффективно защищен своей гривой от укуса соперника, и такое же защитное устройство встречается у совершенно другого семейства млекопитающих — у ушастого тюленя, которого именно по этой причине называют "морским львом". У тюленей вторичные половые признаки часто очень сильно развиты, по крайней мере у всех полигамных видов, ибо у них борьба за самок очень острая. У "морских львов" и "морских слонов" на одного самца часто приходится пятьдесят самок, и последние "чрезвычайно крупнее" самок, в то время как у моногамных видов тюленей оба пола одинаковы по размеру.

Дарвин показал, что настоящая борьба за самок происходит среди большинства млекопитающих, не только среди оленей, львов и тюленей, но даже среди кротов и пугливых зайцев. Даже среди птиц происходят такие драки, и это иногда особенно примечательно у тех видов, у которых самцы обладают наиболее декоративной окраской, как у колибри. В некоторых случаях среди птиц также наблюдалась разработка оружия. Посмотрите на петушиную шпору, чьи безжалостные схватки со своими соперниками Человек, как хорошо известно, превратил в настоящее зверство для собственного развлечения, предотвращая бегство побежденных.

В великой работе Дарвина "О половом отборе" приводится значительное число случаев из числа низших позвоночных, таких как крокодилы и рыбы, и даже из насекомых, у которых

самцы дерутся за обладание самками и проявляют характерные мужские черты, приспособленные к таким схваткам. Но я не собираюсь вступать в обсуждение таких случаев, поскольку моя цель состоит скорее в выяснении связи между половым отбором и видовым отбором, чем в подробном обсуждении всех явлений первого. Но схватки самцов с особой ясностью иллюстрируют связь полового отбора и видового отбора, поскольку многие виды оружия или защитные приспособления, которые могли возникнуть в результате полового отбора, в то же время подразумевают улучшение вида в связи с борьбой за существование. Таким образом, большая сила или более острые и крупные зубы у самцов означают выигрыш для вида, и для вида безразлично, уступят ли более слабые самцы незнакомому врагу (видовой отбор) или своим более сильным соперникам (половой отбор), при условии только, что выживут лучше оснащенные и оставят потомков, наделенных такими же способностями.

Я намеренно начал рассмотрение полового отбора со случаев, наиболее трудных для интерпретации в рамках этой теории, с тех, которые вызвали наибольшее расхождение во мнениях, — декоративных цветов и форм, пения птиц и насекомых, соблазнительных запахов — короче говоря, со всеми адаптациями самцов в процессе ухаживания; с ними труднее всего иметь дело, потому что нелегко непосредственно продемонстрировать, что самки *делают* выбор. Но если мы кратко пересмотрим их в обратном порядке, я полагаю, что все сомнения относительно реальности выбора со стороны самок исчезнут. Таким образом, последние упомянутые половые признаки большей силы и большего совершенства оружия и защиты у самцов были развиты половым отбором в тесном сотрудничестве с видовым отбором. Нам пришлось бы вообще отрицать видовой отбор, если бы мы стали оспаривать эту форму полового отбора, которая тесно связана с чистым видовым отбором, таким, например, какой обнаруживается при производстве карликовых самцов, где, по-видимому, половой отбор вообще не оказывает никакой помощи.

Затем были случаи, когда органы выслеживания и хватания самцов были усилены или их количество увеличилось, и здесь также видовой отбор, возможно, сыграл свою роль, например, в развитии серповидных когтей у дафний, которые неизбежно развивались и совершенствовались в результате полового отбора, который в данном случае должен был действовать независимо от какого-либо выбора со стороны самки. В других случаях результат может быть отнесен к чистому половому отбору, как в случае с хватательными усиками самца *моины* или в случае с высокоразвитыми обонятельными усиками самца *лептодоры*. О том, что таким образом могут возникать и новые органы, свидетельствуют "глаза—тюрбаны", которым до сих пор уделялось мало внимания, у некоторых эфемерид родов *Cloë* и *Potamanthus*, которые давным-давно были описаны Пикте, монографом этого семейства. Это большие фасеточные глаза в форме тюрбана, встречающиеся рядом с обычными глазами только у самцов, которых в этих родах большинство - шестьдесят к одному. Целые стаи этих самцов летают над водой в поисках самок, и их высокоразвитый орган зрения, по-видимому, решает за них все точно так же, как орган обоняния за *лепторору*. Ни один из этих органов чувств не может иметь никакого другого преимущества, кроме того, что их обладатели узнают о самке, поскольку вся деятельность короткоживущих взрослых эфемерид ограничивается размножением; они не принимают пищи, и им вообще нечего делать, кроме как размножаться.

Наконец,, когда в огромном количестве случаев мы обнаруживаем в дополнение к тому или иному из уже упомянутых мужских отличительных признаков некоторые, которые не приводят непосредственно к овладению самкой, а делают это только путем ее сексуального возбуждения, можем ли мы сомневаться в том, что действует тот же принцип, что и здесь

процессы отбора являются фундаментальными, зависящими от того факта, что в ухаживании за самкой успешный самец - это тот, кто сильнее всего возбуждает ее? При этом речь идет не об эстетическом удовольствии, как часто настаивали противники теории полового отбора, а только о сексуальном возбуждении, которое может быть вызвано самыми разными способами, цветами и формами, а также любовными призывами, песнями или запахами. Есть несколько тропических птиц (*Chasmorhynchus*), которые имеют в качестве единственного отличительного признака мужского пола полый и мягкий придаток длиной в несколько дюймов, расположенный на голове. Обычно она вяло свисает сбоку головы, но в период размножения она раздувается из полости рта, а затем встает торчком, как шпора. У одного вида этого рода таких рогов целых три, один из которых расположен вертикально, в то время как два других выступают сбоку от головы. Можно ли предположить, что эти замечательные рога удовлетворяют "чувство красоты" самки? Людям они кажутся скорее уродливыми, чем красивыми, как вялыми, так и раздутыми, но в любом случае они бросаются в глаза и будут рассматриваться самкой птицы как нечто необычное, а поскольку они полностью проявляются только в период размножения, то есть когда самец сексуально возбужден, они будут оказывать возбуждающее действие и на самку. Эти раздутые рога являются симптомами возбуждения, и они возбуждают его у самки. Точно таким же образом декоративные перья, рубиново-красные и изумрудно-зеленые перьевые ошейники колибри и райских птиц, устанавливаются и демонстрируются только тогда, когда самцы ухаживают, и они тоже действуют как признаки возбуждения. Это не значит, что великолепие окраски, глазные пятна на хвосте павлина и аргусского фазана и сотни различных видов красивых перьев также не оказывают завораживающего влияния; напротив, мы не можем не предполагать этого, поскольку в противном случае мы не смогли бы найти достаточной причины их происхождения. Но основной эффект ухаживания обусловлен не простым удовольствием от вида, или от запаха, или от песни, а заразительным возбуждением, которое они выражают. Самки ведут себя не как бесстрастные судьи, а как возбудимые особы, которые выпадают на долю самца, способного возбудить их сильнее всего. Возможно, однако, что чувство эстетического удовлетворения при восприятии таких симптомов возбуждения также могло развиваться как вспомогательный эффект, по крайней мере, у высших и более разумных животных.

У низших животных, которым недостает не только интеллекта, но и более высокой и сложной дифференцировки сенсорной системы, развитие таких вторичных половых признаков встречается редко или вообще отсутствует. Животные, у которых нет чувства слуха, не могут петь, а животные, которые не видят, не могут приобретать великолепные цвета как средство возбуждения одного пола через другой. Но характерная половая окраска может возникать даже у низших животных, хотя об эстетическом удовольствии, связанном с этим, не может быть и речи; если животные вообще способны видеть цвета, с ними может быть связано сексуальное возбуждение.

Поэтому нам не нужно удивляться, что у несколько глуповатых рыб, у бабочек и у низших ракообразных, таких как дафнии, мы все еще находим яркие цвета, которые мы вряд ли можем интерпретировать иначе, чем как результаты полового отбора. С другой стороны, отсутствие таких признаков у животных еще более низкого порядка, с еще более простыми органами чувств, таких как полипы, медузы, иглокожие, большинство червей и Губки, дает косвенное подтверждение правильности нашего взгляда на реальность полового отбора у более высокоорганизованных животных.

Таким образом, мы видим, что многочисленные особенности, отличающие самцов вида от самок, зависят от процесса полового отбора. Это можно сказать об декоративных наростах,

окраске, замечательных перьях и группах перьев, специфических органах, передающих запах, голосовых связках, художественных инстинктах, а также об оружии, таком как рога, бивни и шпоры, примечательном размере и силе тела и защитных приспособлениях, таких как грива; и опять же, различные органы для ловли и удержания самок или для определения их по виду или запаху, также должны быть отнесены, по крайней мере частично, к половому отбору. Разнообразие мужских половых признаков настолько велико, что я могу дать о них лишь слабое представление, не прибегая к длинному каталогу; тому, кто желает получить полный обзор, достаточно обратиться к "*Происхождению человека*" Дарвина.

Но значение полового отбора ни в коем случае не исчерпывается образованием мужских половых признаков, ибо эти признаки часто более или менее полностью передаются женским особям и, таким образом, приводят к трансформации всего вида, а не только его мужской части. Очевидно, что это очень важное следствие полового отбора, которое, как мы увидим, существенно углубляет наше понимание способа происхождения новых видов.

Сначала давайте попробуем разобраться с фактами. Многие мужские характеры ни в какой степени не представлены в женских и, следовательно, вообще никогда им не передавались. Таковы грива льва, цепкие усики *Мойны*, глаза-тюрбаны у эфемерид, обострение обоняния у *лептодоры*, похожие на лассо усики веслоногих ракообразных, пахучие чешуйки бабочек и мускусные железы аллигаторов и оленей. Но в других случаях передача инфекции имела место, хотя и в незначительной степени. Так, многие самки колибри имеют слабый намек на великолепную металлическую окраску самцов; многие самки голубых бабочек имеют оттенок красивой синевы своих товарищей; самки жука-олень (*Lucanus cervus*) обладают уменьшенным подобием роговых челюстей самца, а самки сверчков, хотя они и не стрекочут, имеют слабый намек на "музыкальный" механизм самца на кроющих крыльях, и некоторые из них даже издают слабые звуки в определенное время.

Однако можно доказать, что такая передача может в течение многих последовательных поколений усиливаться до тех пор, пока признаки не будут проявляться у самок в той же степени, что и у самцов. Я не знаю лучшего примера этого, чем тот, который дают прекрасные бабочки рода *Лусæна*. У этого рода, который богат видами и широко распространен по всей земле и, следовательно, должен быть древним, верхняя поверхность крыла голубая у гораздо большего числа видов, по крайней мере у мужского пола. Но есть три или четыре темно-коричневых вида, совершенно или почти одинаковых у обоих полов; таковы виды *Лусæна agestis*, *L. eumedon*, *L. admetus* и другие. Все указывает на то, что это примитивный окрас рода. Более того, есть некоторые виды с коричневыми самками, у которых самцы не полностью голубые, но имеют легкий голубоватый оттенок, как у *L. alsus*, самого маленького из наших местных голубых. Затем следует множество красивых видов, таких как *L. alexis*, *L. adonis*, *L. damon*, *L. corydon* и многие другие, с коричневыми самками, и среди них иногда встречаются самки с более или менее голубым оттенком. Они ведут к *L. meleager*, у которого есть две формы самок, обычная коричневая и более редкая голубая; и таким образом мы достигаем *L. tiresias*, *L. optilete* и *L. argiolus*, у которых все самки голубые, хотя и менее интенсивно и полностью, чем у их самок. Кульминации этого эволюционного ряда достигают некоторые виды, такие как *L. beatice*, принадлежащие к тропическим или, по крайней мере, теплым странам, в которых представители обоих полов имеют одинаково интенсивный синий цвет. Поскольку мы знаем, что у видов с избытком самцов половые признаки всегда начинаются у самцов, не может быть никаких сомнений относительно направления эволюции — от коричневого к синему — в этом ряду. Более того, полное отсутствие пахучих чешуек у большинства видов с коричневыми самцами указывает на

большой возраст этих видов, поскольку, насколько мне удалось выяснить, они есть у всех самцов голубых видов.

Дарвин рассматривал эту передачу мужских признаков женщинам как результат наследования, и действительно кажется, что это был просто случай передачи по наследству одному полу того, что было приобретено другим. И все же мы должны спросить, можем ли мы продолжать рассматривать факты в этом свете. В любом случае эта "передача" не является неизбежным физиологическим процессом, обязательно вытекающим из внутренних условий наследования, поскольку мы видим, что часто этого не происходит, даже во многих случаях, в которых мы не видим внешних причин, почему этого не должно было произойти, хотя в других случаях сбой может предположительно коррелировать с внешними условиями жизни. Так, например, стойкое сохранение коричневой окраски у большинства наших самок *Lusænidæ*, вероятно, объясняется большей потребностью в защите со стороны гораздо более редких самок, и это, должно быть, так же и в случае многих птиц, у которых яркая окраска самцов не передалась самкам. Уоллес первым указал, что все птицы, самки которых выводят потомство в открытых гнездах, незаметно окрашены у женского пола, даже если самцы ярко окрашены, в то время как те, чьи гнезда скрыты в дуплах деревьев или тому подобном, или которые строят над ними купола, нередко демонстрируют яркую окраску у обоих полов. Так обстоит дело с дятлами и попугаями, в то время как галлинистые птицы, которые выводят потомство на открытом воздухе, обычно имеют неприметно окрашенных самок, по большей части очень хорошо приспособленных к окружающей среде.

Если мы осознаем тот факт, что передача признаков, возникших в результате полового отбора, может иметь место, мы получаем ценную помощь в интерпретации многих явлений, которые в противном случае остались бы совершенно необъяснимыми. Что означают веселые окраски попугаев, которые встречаются в таких невероятно разнообразных сочетаниях в этом большом и широко распространенном семействе? Или о удивительно сложных отметинах и цветовых узорах бабочек? В некоторых случаях они могут быть защитными, как зеленый цвет многих попугаев; в других - предупреждающими признаками невкусности, как яркая окраска и контрастные отметины многих *Heliconiidae* и *Eusemiidae* и других бабочек с тошнотворным вкусом; но остается очень много случаев, к которым неприменимо ни одно из этих объяснений, которые можно было бы рассматривать только как чистые причуды природы, если бы мы не знали, что мужские половые признаки могут передаваться женским особям и что, таким образом, окраска всех особей вида может быть полностью изменена.

Таким образом, объясняется возникновение не только заметной, но и сложной окраски.

Дарвин показал, что в приспособлениях, выработанных самцами в их соперничестве за обладание самками, следует учитывать отнюдь не только те признаки, которые могут считаться "красивыми" сами по себе; скорее, в первую очередь важны поразительные характеристики, которые отличают их обладателя от других. На самом деле, действует принцип "моды"; требуется что-то новое, и, насколько это возможно, что-то совершенно отличное от того, что ранее считалось красивым. Таким образом, отправной точкой для таких процессов отбора могли быть белые пятна на черном фоне или, действительно, любые светлые пятна на темном фоне, которые в большинстве случаев могли быть первичным цветом. Если в течение длинного ряда поколений эти пятна становились общим достоянием всех самцов, открывалась возможность дальнейшего изменения, как только возникал новый контраст как случайная вариация, которая затем, при благоприятных условиях, становилась отправной точкой нового процесса отбора. Дарвин приводил некоторые случаи, в которых из сравнения одежды молодой птицы с одеждой взрослой особи мы можем заключить, что в

ходе филогенетической истории должна была произойти трансформация окраски всего оперения.

В других случаях ход процесса отбора был таков, что, хотя общая окраска не менялась, в отдельных областях тела появлялись вариации — пятна или полосы, которые накапливались веками и взаимодействовали, образуя все более разнообразную и сложную цветовую гамму, подобную "отметине" животного, которую мы можем наблюдать сегодня, особенно у бабочек, но также и у птиц.

Прекрасным подтверждением происхождения ярких цветов посредством полового отбора является тот факт, что даже в тех группах животного царства, которые в целом мономорфны в половом отношении, всегда встречаются некоторые виды, у которых самец и самка совершенно различны, и множество видов, у которых оба пола в основном одинаковы, но с различиями в некоторых второстепенных моментах. Среди попугаев, как правило, преобладает сходство окраски, но в Новой Гвинее живет попугай, самка которого великолепного кроваво-красного цвета, а самец красивого светло-зеленого; незначительные различия встречаются у многих видов, например, у самки рогатого попугая (*Cyanorhamphus cornutus* Gm.) отсутствуют два длинных черно-красных пера на голове, у травяного попугая (*Melopsittacus undulatus*) они немного бледно-зеленые и не имеют красивых голубых пятен на голове. щеки, которыми обладает самец. Можно привести бесчисленное множество подобных примеров, которые покажут, что все эти отличительные признаки самцов приобретались шаг за шагом, по частям, и медленно и неуклонно передаются самкам — если, конечно, передаются вообще.

Еще одним способом подтверждения правильности дарвиновской теории полового отбора можно сделать из отметин и окраски птиц и бабочек.

В течение длительного периода, в течение которого я изучал ярко окрашенных птиц и бабочек, мне часто приходило в голову, что те цветовые паттерны, которые можно отнести к половому отбору, гораздо проще, чем те, которые следует отнести к видовому отбору, особенно в случае того, что мы называем "симпатической окраской". Каким грубым является декоративный рисунок большинства попугаев, несмотря на всю яркость их окраски. Большие участки тела красные, другие зеленые, желтые, синие, и иногда можно встретить воротник из перьев в красную и синюю полосу, голова красная сверху и желтая снизу, но редко бывает, чтобы цвета различались настолько на небольшом пространстве, чтобы образовался тонкий декоративный узор. Самыми веселыми из попугаев являются кисточки-язычки (*Trichoglossus*), и даже у них тонкость окраски не идет дальше сочетания трех цветов на одном из длинных перьев хвоста или образования двойной полосы вокруг шеи и так далее. Если мы сравним с этим сложные отметины неприметно окрашенных самок фазанов, куропаток или окраску верхней поверхности многих птиц в смешанный серый, черновато-коричневый и белый цвета, которые напоминают землю или сухие листья, когда они садятся на корточки, мы обнаружим, что цветовой рисунок в этих случаях бесконечно тоньше и сложнее.

Это кажется мне вполне понятным, если вспомнить, с одной стороны, что видовой отбор должен действовать гораздо интенсивнее, чем половой отбор, и что при выработке защитной окраски речь идет об обмане зрения зоркого врага, в то время как целью полового отбора является получение одобрения других представителей того же вида. До тех пор, пока враг в поисках добычи будет замечать разницу между отметинами своей жертвы и окружающей обстановки, до тех пор будет продолжаться постепенное и неуклонное улучшение защитной окраски, до тех пор будут добавляться новые оттенки и линии. Таким

образом, мы можем понять, как постепенно была бы достигнута сложность маркировки, до которой половой отбор никогда не может прийти, или, по крайней мере, только в отношении нескольких особенно благоприятных моментов. Такими точками являются глазные пятна на перьях аргусского фазана и павлина, и они встречаются у полигамных птиц, у которых половой отбор должен быть очень интенсивным; они также расположены на части тела, шлейфе в форме колеса, который особенно подходит для передачи возбуждения самца самке и, следовательно, должен испытывать особое влияние последней. В целом, однако, мы можем сказать на *априорных* основаниях, что интенсивность видовой отбора выше интенсивности полового, потому что первый непрерывно и безжалостно устраняет менее совершенных, в то время как требования последних в любом случае менее императивны и также часто смягчаются множеством случайных обстоятельств.

Но в случае с насекомыми, в частности, мы должны добавить, что защитные и декоративные цвета были, так сказать, нарисованы разными художниками — первые — птицами, ящерицами и другими преследователями, наделенными хорошо развитыми глазами, вторые — самими насекомыми, глаза которых вряд ли могут обладать той остротой зрения, которой обладает птичий глаз, если речь идет о объектах, находящихся не совсем рядом. Таким образом, мы обнаруживаем, что защитная окраска бабочек часто имеет очень сложную маркировку, в то время как одна и та же бабочка может демонстрировать лишь довольно грубый, хотя и блестящий рисунок на своей верхней поверхности, где окраска обусловлена половым отбором. Так, знаменитая *Каллима* имеет на своей нижней поверхности подобие сухого или гниющего листа, состоящего из нескольких цветовых тонов — довольно сложная роспись. Но если мы посмотрим на верхнюю поверхность, то увидим темно-коричневый цвет со стальным отливом в качестве основного цвета крыльев, а на нем широкую желтую полосу и белое пятно: вот и весь узор. Подобное положение вещей мы обнаруживаем у многих лесных бабочек Бразилии, а также у наших местных бабочек. Рисунок наших самых веселых дневных бабочек, красного адмирала и черепаховой бабочки (*Ванессы аталанты* и *Ванессы кардуи*), несколько грубоват на верхней поверхности и очень прост по сравнению с защитной окраской нижней поверхности, которая состоит из сотен точек, пятен, штрихов и линий любой формы и цвета. С другой стороны, верхняя поверхность передних крыльев у бражников и ночных бабочек имеет защитную окраску и состоит из любопытных сложных зигзагообразных линий, штрихов и пятен, так что напоминает кору дерева или фрагмент старого деревянного забора — картина, подобная работам современных импрессионистов, которая с помощью кажущейся бессмысленной путаницы цветовых вкраплений передает совершенное впечатление даже от деталей пейзажа. У совков (*Noctuidae*) поверхности крыльев, которые ярко окрашены, имеют простой, почти грубый рисунок, как у бабочек рода *Catocala*, с их красными, синими или желтыми задними крыльями, пересеченными большой черной полосой; в то время как у мотыльков-геометров, чьи крылья в состоянии покоя расправлены, защитная верхняя поверхность всех четырех крыльев покрыта сложным рисунком из линий, пятен и прожилок различных оттенков серого, желтого, белого и черного, так что на ней виден узор из полос. обманчивое сходство с корой дерева или стеной. Долгое время я не мог понять, как такой определенный и постоянный рисунок мог возникнуть в результате естественного отбора, если это был случай имитации отпечатка коры или любой другой неровно покрытой поверхности, цвета которой не везде смешиваются совершенно одинаково. Но теперь я, кажется, понимаю это; ибо в кажущихся бессмысленными цветовых всплесках "импрессионистского" пейзажа разные всплески должны быть именно там, где они есть, иначе, отступив от картины, можно было бы увидеть не гаарлемское гиацинтовое поле или аллею тополей с их золотыми осенними листьями, а просто невразумительную мазню. Это *тип* цветового рисунка, который должен быть достигнут, и в природе это достигается очень медленно, шаг за шагом, пятно за пятном, и поэтому, очевидно, что ни

один правильный штрих, однажды достигнутый, не будет возвращен снова, поскольку в сочетании с остальными он обеспечивает правильный тип цветового рисунка. Мне кажется, только так мы сможем понять, как кажущиеся бессмысленными линии, подобные рисункам 1840 года на нижней поверхности *Ванессы атланты*, могли стать постоянной характеристикой вида.

Подводя краткий итог, мы можем сказать, что половой отбор является гораздо более мощным фактором трансформации, чем мы склонны полагать на первый взгляд. Это, конечно, не могло действовать в случае с растениями, и это не может быть принято во внимание в отношении низших животных, поскольку они, как и растения, не спариваются или, во всяком случае, делают это без какой-либо возможности выбора. Животные, которые живут на морском дне или прикреплены к нему, должны просто высвобождать свои репродуктивные клетки в воду и не могут гарантировать, что они соединятся с клетками той или иной особи. Так обстоит дело с губками, кораллами и гидроидными полипами. У некоторых других классов органы чувств развиты слишком слабо, а глаза, в частности, слишком несовершенны, чтобы в разной степени возбуждаться какими-либо особенностями внешности или поведения самцов. Именно это имел в виду Дарвин, когда приписывал этим животным "слишком несовершенные чувства и слишком низкий интеллект", "чтобы оценить красоту или другие привлекательные черты противоположного пола или почувствовать что-либо похожее на соперничество". Соответственно, у простейших, иглокожих, медуз и гребенчатых полностью отсутствуют вторичные половые признаки, как и спаривание.

У тех червей, которые спариваются, мы впервые встречаемся со вторичными половыми признаками, и начиная с этого уровня они никогда полностью не отсутствуют в какой-либо большой группе и постепенно играют все более важную роль.

Но значение полового отбора заключается, как мы видели, не только в том факте, что один пол вида, обычно мужской, модифицируется, но и в возможности переноса этой модификации на самок, и, далее, в том факте, что процесс изменчивости может начаться заново в любое время, и, таким образом, одна вариация может развиваться на основе другой или рядом с ней. Таким образом, мы можем объяснить определенные сложные и часто фантастические формы и окраску, которые иначе мы не смогли бы понять; например, необычайное количество почти родственных видов в некоторых группах животных, таких как бабочки и птицы, у которых различия в основном касаются цветового рисунка.

Дарвин убедительно показал, что удивительное количество признаков у животных, от червей и выше, имеет свои корни в половом отборе, и указал на вероятность того, что этот процесс сыграл важную роль и в эволюции человеческой расы, хотя в этом случае еще не все так ясно и определенно известно, как среди животных.

Завершая этот раздел, я хотел бы еще раз привлечь внимание к недостатку, который неизбежно присутствует в предположении о любом отборе, включая половой, а именно, что первое начало признака, усиленное отбором, остается неясным. Дарвин придавал большое значение возникновению обычных индивидуальных вариаций, но остается открытым вопрос о том, могли ли произведенные таким образом незначительные вариации дать адекватное преимущество в соперничестве за обладание самками; и, далее, нет ли у нас оснований для предположения, что происходят и более крупные вариации. Этот вопрос также может быть задан в отношении обычного естественного отбора, хотя в этом случае мы можем представить, что начало было меньшим, поскольку здесь преимущество вариации заключается только в том, что она полезна, а не в том, что ее ценят другие. На самом деле,

сама эта трудность в отношении первых зачатков вариаций часто выдвигалась против обеих гипотез отбора, и это справедливо, поскольку это должно быть прежде всего точкой атаки для дальнейших исследований. Но было бы ошибкой отрицать весь процесс отбора просто потому, что этот момент еще не ясен. Позже мы попытаемся получить некоторое представление о причинах вариации, а затем вернемся к вопросу о начале процессов отбора. Пока же будет достаточно сказать, что Дарвин был очень хорошо осведомлен о том, что, в дополнение к обычным индивидуальным вариациям, существовали также более крупные отклонения, которые происходили прерывисто у отдельных форм. Однако он считал, что подобные явления очень редки, и в целом не был склонен приписывать им какое-либо особое значение в трансформации видов. Он скорее относил органические преобразования, имевшие место в ходе истории Земли, в основном, к интенсификации обычных индивидуальных вариаций, и я полагаю, что он был прав, поступая таким образом, поскольку адаптации по самой своей природе не могли быть вызваны внезапными случайными скачками в организации, а могли стать точно приспособленными к случайным условиям жизни только путем постепенного накопления мельчайших вариаций в направлении полезности. Однако вопрос о том, не могли ли чисто половые различия иметь свои первичные корни в прерывистых вариациях, должен быть рассмотрен позже. Теоретически, нет ничего против этого предположения, если такие признаки не являются адаптациями, подобными усикам-лассо у веслоногих моллюсков или глазам-тюбанам у эфемерид; простые отличительные знаки, декоративная окраска, своеобразные выросты и тому подобное, если они возникали прерывисто, вполне могли бы послужить основой для дальнейшего полового отбора, при условии, что они не наносили ущерба существованию вида.

ЛЕКЦИЯ XII

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЙ ОТБОР Или СЕЛЕКЦИЯ СРЕДИ ТКАНЕЙ

Действительно ли принцип Ламарка играет роль в трансформации видов?—Позиция Дарвина по этому вопросу—Сомнения, выраженные Гальтоном и другими—неоламаркианцы и неodarвинисты-Результаты упражнений и практики: функциональная адаптация-Вильгельм Ру, *Борьба за власть*.

Мы посвятили целый цикл лекций изучению принципа естественного отбора Дарвина-Уоллеса и сферы его действия. Нам казалось, что это делает бесчисленные адаптации понятными до определенного момента. Теперь мы понимаем, как целенаправленность, с которой мы встречаемся повсюду среди организмов, могла возникнуть без прямого вмешательства Силы, намеренно работающей в направлении цели — просто как результат выживания наиболее приспособленных. Две формы процессов отбора, "естественный отбор" в более узком смысле и "половой отбор", доминируют, так сказать, над всеми частями и всеми функциями организма и стремятся как можно лучше приспособить их к условиям своей жизни. И хотя диапазон действия естественного отбора несравненно больше, потому что он фактически затрагивает каждую часть тела, все же мы должны приписать половому отбору также, по крайней мере среди животных, диапазон влияния, отнюдь не маловажный, поскольку благодаря ему, насколько мы можем видеть в настоящее время, не только возникают вторичные половые признаки во всем их разнообразии, но и путем передачи их

другому полу, который также модифицируется, и таким образом весь вид может подвергнуться влиянию и действительно может быть запущен заново в неограниченном ряде дальнейших преобразований.

Но хотя процессы отбора играют такую важную роль в преобразованиях форм жизни, мы должны выяснить, являются ли они *единственными* факторами в этих преобразованиях, было ли накопление случайных вариаций в направлении полезности единственным фактором, вызвавшим эволюцию животного мира, или же другие факторы также не способствовали этому.

Мы все знаем, что Ламарк рассматривал прямое влияние использования и неиспользования как наиболее существенный фактор трансформации, и что Дарвин, хотя и нерешительно и осторожно, признал и принял этот фактор, который он считал незаменимым. Действительно, на первый взгляд так и кажется. Существует целый ряд фактов, которые кажутся понятными только в терминах теории Ламарка; в частности, существование бесчисленных рудиментарных органов, которые дегенерировали из-за неиспользования, остатки глаз у животных, живущих в темноте, крыльев у бегающих птиц, задних ног у плавающих млекопитающих (китов) и ушных мышц у человека, который больше не заостряет уши, и так далее по длинному списку.

Согласно Видерсхейму, только у Человека имеется около двухсот таких рудиментарных органов, и нет ни одного высшего животного, которое не обладало бы ими. Таким образом, в целом, часть прошлой истории вида воплощена в реально существующем организме и свидетельствует о том факте, что многое из того, чем обладали предки, теперь является излишним и либо трансформируется, либо постепенно отбрасывается, либо все еще находится в процессе отбрасывания. Кажется очевидным, что это постепенное сокращение и дегенерация органа, который больше не нужен, не может быть объяснено естественным отбором в смысле Дарвина-Уоллеса, поскольку процесс протекает настолько чрезвычайно медленно, что незначительные различия в размере органа, которые могут возникать у особей вида в любой данный момент в ходе регрессивного процесса, никак не могут иметь селекционного значения. Будет ли дегенерирующая и теперь уже не функционирующая задняя нога кита немного больше или немного меньше, не имеет значения в борьбе за существование; меньший орган нельзя рассматривать ни как меньшую помеху при плавании, ни как большую экономию материала, и то же самое происходит в отношении большинства других случаев дегенерации из-за неиспользования. Поэтому нам требуется другое толкование, и на первый взгляд кажется, что оно обеспечивается принципом Ламаркизма.

Но обратный процесс, усиление, расширение и более совершенное развитие части, очень часто происходит пропорционально ее более частому использованию, и здесь принцип Ламарка, по-видимому, дает простое объяснение. Ибо мы знаем, что физические упражнения укрепляют часть тела, в то время как неиспользование ослабляет ее, и если бы мы могли предположить, что эти результаты использования и неиспользования были переданы от индивида, который их вызвал или "приобрел" в течение своей жизни, своему потомству, тогда в принципе Ламарка не было бы ничего, против чего можно было бы возразить. Но именно в этом и заключается трудность. Можем ли мы предположить такую передачу "приобретенных" символов? Существует ли она? Можно ли ее продемонстрировать?

То, что Ламарк даже не задавался этим вопросом перед самим собой, а принимал подобную передачу как нечто само собой разумеющееся, легко становится понятным, если мы

рассмотрим время, в которое он жил. Он сам был одним из первых, кто ухватился за идею гипотезы трансмутации, и он был только рад иметь под рукой какой-либо принцип интерпретации, с которым можно было бы работать. Но Чарльз Дарвин тоже приписывал этому принципу немалое влияние, хотя передача "приобретенных" признаков, которую он считал само собой разумеющейся, не была принята без размышлений. Он даже направил свою собственную теорию наследственности, как мы увидим, особенно на объяснение этой предполагаемой формы наследования, и мы можем очень хорошо понять это после того, что я сказал о невозможности объяснить исчезновение органов, которые стали излишними, теорией естественного отбора Дарвина-Уоллеса. Дарвин нуждался в принципе Ламарка для объяснения этих явлений, и именно это побудило его предположить передачу "приобретенных" признаков, хотя доказательства этого вряд ли могли его удовлетворить. Ибо, когда мы сталкиваемся с фактами, которые, как мы видим, невозможно понять, кроме как на основе одной-единственной гипотезы, даже если она недоказуема, мы естественным образом склоняемся к принятию гипотезы, по крайней мере до тех пор, пока не будет найдена лучшая. Очевидно, именно таким образом мы должны понять отношение Дарвина к принципу Ламарка; он не отвергал его, потому что он, как ему казалось, предлагал единственно возможное объяснение исчезновения признаков, которые стали бесполезными; он придерживался его, хотя передача приобретенных признаков, которую он предполагал, должна была казаться и, по сути, действительно казалась ему сомнительной или, по крайней мере, определенно не доказанной. Сомнения, некоторые слабые, некоторые более сильные, относительно этой предполагаемой формы наследования были высказаны лишь несколько позже — почти через двадцать лет после появления "*Происхождения видов*" — сначала Фрэнсисом Гальтоном (1875), затем Им самим, который определенно заявил, что он, по крайней мере, против любого наследования увечий, и Дюбуа-Реймоном, который в своем обращении к *смерти* в 1881 году сказал: "Если мы хотим быть честными, мы должны признать, что наследование приобретенных признаков - это гипотеза, выведенная исключительно из фактов, которые должны быть подтверждены". быть объясненным, и что это само по себе довольно неясно".

Именно такой она должна казаться каждому, кто исследует ее просто с точки зрения ее теоретической возможности, ее постижимости. Вот как это представилось мне, когда я попытался в 1883 году внести ясность в этот вопрос, и тогда я выразил свое убеждение, что такая форма наследования не только недоказана, но что она даже теоретически немыслима, и что мы должны попытаться объяснить факт исчезновения вышедших из употребления частей каким-то другим способом, и я попытался дать объяснение, как будет видно позже.

Таким образом, была объявлена война ламарковскому принципу прямого эффекта использования и неиспользования, и возникла борьба, которая продолжается до наших дней, борьба между неоламаркианцами и неодарвинистами, как были названы две спорящие стороны.

Чтобы сформировать независимое мнение относительно этого известного спора, прежде всего необходимо изучить, что на самом деле происходит, когда орган задействован или остается бездействующим, и, кроме того, можем ли мы предположить, что результаты этого упражнения или бездействия могут быть переданы потомкам.

То, что физические упражнения в целом оказывают укрепляющее, а пренебрежение ими ослабляющее воздействие на соответствующий орган, давно известно и знакомо всем; гимнастика укрепляет мышцы, увеличивается толщина тренируемой мышцы и количество ее волокон; правая рука, которая используется гораздо чаще, чем левая, способна выполнять упражнения на двадцать процентов. еще больше работы. Точно так же активность желез

усиливается при физических упражнениях, и сами железы увеличиваются в размерах, как и молочные железы коровы при частом доении; и что даже на нервные элементы могут оказывать благоприятное влияние физические упражнения, доказано актерами и профессорами мнемотехники, которые благодаря практике увеличили свою способность запоминать почти до невероятной степени. Я слышал об одном певце, который выучил наизусть 160 опер; и кто из нас не испытал на себе, как быстро способность к заучиванию может быть снова увеличена практикой, даже после того, как ею долгое время пренебрегали или не упражнялись?

Меня всегда особенно поражала практика исполнения музыкального произведения, с его длинной чередой периодов разных фраз, с его изменениями мелодии, ритма и гармонии, которые, тем не менее, настолько прочно запечатлеваются в памяти, что их можно воспроизводить не только сознательно, но и совершенно бессознательно, когда исполнитель напряженно думает о других вещах. В данном случае не только память, но и весь сложный механизм последовательных мышечных импульсов, со всеми деталями быстрых и медленных, громких и тихих, запечатлен в элементах мозга, точно так же, как длинная серия рефлекторных движений, которые запускают друг друга. Хотя в этом случае мы не можем продемонстрировать существенных изменений, которые произошли в нервных элементах, не может быть сомнения, что изменения имели место и что они заключаются в усилении определенных элементов и частей элементов. Усиление заставляет определенные ганглиозные клетки давать более сильный импульс в определенном направлении, и этот импульс приобретает все большую мощность передачи, и так далее.

Наше первое теоретическое понимание этих отношений пришло к нам благодаря Вильгельму Ру, который в 1881 году раскрыл то, что ранее было открытым, хотя и не вполне осознанным секретом, а именно, что "функциональный стимул укрепляет орган", то есть что орган увеличивается за счет своей собственной специфической активности. До этого времени считалось, что увеличение размера часто используемой части тела вызвано просто усиленным притоком крови. Ру показал, что существует "количественная саморегуляция органа в соответствии с силой подаваемого на него стимула"; что стимулируемый орган, то есть орган, выполняющий свою нормальную функцию, может, несмотря на усиленное разрушение или сгорание (диссимиляцию), ассимилироваться все быстрее; что израсходованный им материал "сверхкомпенсируется" и, следовательно, он растет. Он назвал это "трофическим" или питательным эффектом стимула и в терминах этого объяснил увеличение и повышенную функциональную способность часто используемого органа. И наоборот, он отнес уменьшение вышедшего из употребления органа к "функциональной атрофии", которая наступает, когда происходит недостаточная компенсация вещества, израсходованного в процессе метаболизма.

Но если мы настаиваем на более глубоком анализе, мы должны спросить: "От чего зависит этот трофический эффект функционального стимула?" Ру не мог ответить на этот вопрос, когда писал, и мы не можем сделать этого сейчас, как справедливо подчеркнул Плейт. Здесь мы стоим лицом к лицу с фундаментальным явлением жизни, метаболизмом; и, поскольку мы не понимаем причин этого, мы не в состоянии сказать, почему он меняется тем или иным образом в зависимости от "стимула". Но сам по себе факт несомненен, что органы до определенного момента реагируют на предъявляемые к ним требования; они увеличиваются пропорционально тому, как они функционируют чаще или энергичнее, они способны реагировать на возросшие функциональные требования, и это Ру назвал "функциональной адаптацией". Как животное приспосабливается к требованиям условий своей жизни, например, приобретая зеленую или коричневую защитную окраску в зависимости от того,

питается оно зелеными или коричневыми частями растений, так и отдельный орган приспособляется к силе стимула, который побуждает его функционировать, и увеличивается или уменьшается пропорционально этому. Если *одна* почка у Человека дегенерирует или удаляется хирургическим путем, другая начинает расти и продолжает увеличиваться до тех пор, пока не достигнет почти вдвое своего прежнего размера. Специфический стимул, который воздействует на нее мочевины, содержащаяся в крови, и который заставляет ее расти, в два раза сильнее в отсутствие другой почки, и, следовательно, оставшаяся почка растет в ответ на усиленный стимул и его "трофический эффект" до тех пор, пока ее увеличение в размере не снизит интенсивность функционирования до нормальной пропорции.

Адаптация органа в противоположном направлении происходит, когда функция ослабевает или прекращается вовсе. Если перерезать нерв, питающий мышцу или железу, соответствующий орган начинает дегенерировать и в большей или меньшей степени теряет свою нормальную структуру. Чувствительные нервы также дегенерируют в своей периферической части, когда их перерезают. В таких случаях может не произойти никаких изменений ни в механизме питания, ни в кровеносных сосудах и т. Д., Но функциональный стимул - в случае мышц, волевой стимул — больше не воздействует на орган, и вследствие этого его метаболизм настолько снижается, что он начинает дегенерировать.

Когда мы допускаем, что адекватная адаптация организма, насколько мы ее понимаем, должна зависеть от процессов отбора, мы можем отнести эту "функциональную адаптацию" также к примитивным процессам отбора, которые преобладали в самом начале жизни на нашей земле и представляли, так сказать, первую установившуюся адаптацию, но мы ничего не можем сказать с уверенностью по этому вопросу, пока не поймем сущность ассимиляции. Однако вполне возможно, что *первичная* адаптивность могла возникнуть, так сказать, внезапно, в результате стечения благоприятных обстоятельств, как мы постараемся показать позже, когда будем обсуждать зарождение жизни.

Даже несмотря на то, что мы не можем обнажить первичные корни "функциональной адаптации", мы можем извлечь из самого факта очень ценную информацию о явлениях, которые в противном случае были бы непонятны и загадочны: *идеально адаптированная структура многих тканей и их способность адаптироваться к изменившимся условиям*. В этом, в основном, заключается прогресс в наших знаниях, который произошел благодаря "*Борьбе за власть*" Ру.

Если на несколько эмбриональных клеток разной емкости, скажем, А, В и С, воздействуют различные виды функциональных стимулов, а, b и c, быстрее всего будут расти те клетки, на которые чаще всего воздействует соответствующий им стимул. Пропорция, в которой клетки А, В и С в конечном итоге будут присутствовать в тканях, будет зависеть от частоты, с которой раздражители а, b и c воздействуют на ткань. Но структура ткани будет определена еще точнее, если три вида раздражителей будут воздействовать на клеточную массу не равномерно по всему телу, а только в определенных местах или по определенным путям, один в этом, другой в том. Таким образом, клетки А будут преобладать над клетками В и С во всех местах, которые наиболее часто подвергаются воздействию стимула а, клетки В в сфере действия стимула b, а клетки С в сфере действия стимула c; там они будут увеличиваться наиболее быстро и, таким образом, вытеснять другие виды клеток, и, таким образом, внутри ткани будет установлено пространственное расположение, "структура", которая соответствует своей цели и хорошо приспособлена к ней. Это то, что Ру вывел из своей *Борьбы Частей*, и впоследствии я определил этот процесс как гистональный отбор, или тканевой отбор.

Давайте сначала возьмем пример. Анатом Герман Мейер показал в 1869 году, что так называемая "спонгиоза", то есть костная ткань губчатого строения в концевых частях длинных костей человека и млекопитающих, имеет мельчайшую структуру, явно хорошо приспособленную для своего назначения. Тонкие костные пластинки этой "спонгиозы" лежат точно в направлении наибольшего напряжения или давления, которое оказывается на кость в определенной области. Арочные по форме, они разделены контрфорсами, и ни один архитектор не смог бы добиться большего успеха, если бы ему поручили создать сложную систему арок с максимально возможной несущей способностью и сопротивляемостью в сочетании с максимально возможной экономией материала.

Эта хорошо адаптированная структура теперь интерпретируется через *борьбу Частей* как самодифференцировка, поскольку, если в зачатках или зачатках кости имеются элементы, наделенные различными свойствами[10], то есть клетки, которые по-разному реагируют на различные раздражители, они должны располагаться локально, вследствие борьбы за пространство и пищу, способом, соответствующим распределению различных раздражителей в кости. Наибольшее количество костного вещества образуется в направлениях наибольшего напряжения и давления, потому что это возбуждает костеобразующие клетки, их функциональный стимул к росту и размножению. Таким образом, образуется опорная и дугообразная структура, и между тонкими костными пластинками остаются свободными промежутки, которые, будучи освобождены от нагрузки и давления вышеупомянутыми костными пластинками, обеспечат подходящие условия жизни клеткам с другими функциональными свойствами, таким как клетки соединительной ткани или сосудистые клетки.

[10] Я здесь не вдаюсь в вопрос, не имеем ли мы в данном случае дело с подобными элементами, которые обладают способностью дифференцироваться в тот или иной вид клеток в зависимости от природы внешних раздражителей, которые на них воздействуют.

Структура губчатой кости не везде одинакова, и это явно с точностью связано с условиями деформации и давления в каждой конкретной области. Таким образом, непосредственно под мягким хрящевым покрытием суставов нет длинных стоек с короткими дугами, а только закругленные сетки, потому что давление здесь почти одинаково сильное со всех сторон. Длинные параллельные столбы возникают только дальше в кости, и они лежат в двух направлениях, которые пересекаются друг с другом наискось, что соответствует двум основным направлениям давления. Но только под действием функционального стимула давления костеобразующие клетки имеют преимущество перед другими и размножаются быстрее, вытесняя таким образом те, которые не настроены на соответствующий функциональный стимул.

Подобным образом Ру интерпретирует, в свете борьбы частей, поразительные адаптации в русле, разветвлении и образовании просветов кровеносных сосудов, в направлении пересекающихся нитей соединительной ткани в хвостовом плавнике дельфина, в направлении волокон барабанной перепонки и во многих других адаптациях гистологической структуры сложных тканей.

В этом явно есть важный шаг вперед, поскольку очевидно, что направление костных пластинок и тому подобного не могло быть определено индивидуальным отбором, и то же самое верно в отношении многих других гистологических деталей. Однако нельзя оспаривать, что здесь также имеет место своего рода процесс отбора, подобный тому, о котором мы думаем, согласно Дарвину и Уоллесу, как о происходящем между индивидуальными организмами. Точно так же, как в последнем случае, который мы отныне

будем называть *личным отбором*, изменчивость и наследование приводят в борьбе за существование к выживанию наиболее приспособленных, так и в гистональной дифференциации те же три фактора приводят к победе того, что лучше всего подходит для рассматриваемых частей тела. Ткани и части тканей должны распределяться и располагаться таким образом, чтобы каждая из них заполняла то место, в котором она наиболее эффективно и часто подвергается воздействию своего специфического стимула, то есть стимула, в отношении которого она превосходит другие части; но эти места также являются теми, занятие которых наилучшим образом реагирующими частями делает всю ткань способной к более эффективному функционированию и, следовательно, делает ее структуру наиболее приспособленной. Изменчивость — в данном случае изменчивость эмбриональных клеток с различными первичными составляющими — должна быть допущена; размножение клеток путем деления подразумевает наследование; и "борьба за существование" здесь принимает свою частую форму соперничества за пищу и пространство; клетки, которые быстрее ассимилируются из-за более частых функциональных стимулов, увеличиваются быстрее, забирают питание у более медленно размножающихся клеток вокруг них и, таким образом, в большей или меньшей степени вытесняют их.

Мы могли бы даже говорить о гистональном отборе среди одноклеточных, поскольку вполне возможно, что в примитивном живом веществе, таком как монерон, могут существовать мельчайшие различия между жизненно важными частицами, включая также функциональные различия, которые под влиянием разнообразных стимулов могут постепенно приводить ко все более сложной дифференцировке. Ибо вариации в первичной живой субстанции, на которую наиболее сильно воздействует конкретный стимул, имели бы тенденцию накапливаться в местах, которых этот стимул достигает наиболее часто, и вытесняли бы другие вариации в этом месте, точно так же, как тело и его отдельные части, можно сказать, приняли свою архитектурную форму в точном ответе на требования, предъявляемые к ним функцией. В этом случае, конечно, личный отбор и гистональный отбор взаимодействуют, поскольку каждое улучшение организации фундаментальной живой субстанции означает в то же время длительное улучшение всего индивидуума.

Однако в многоклеточных организмах мы должны признать, что существует существенное различие между индивидуальным и гистональным отбором, поскольку последний может приводить к адаптивным структурным модификациям, соответствующим потребностям ткани в данный момент, но не к постоянным и кумулятивным изменениям в отдельных элементах ткани. Если сломанная кость заживает криво, губчатое вещество внутри зажившей части не остается таким, каким оно было раньше, поскольку столбы и дуги, которые теперь больше не движутся в направлении, наиболее подходящем для их функции, разрушаются, и формируется новая система дуг, не соответствующая предыдущей, а адаптированная к новым условиям давления. Это, безусловно, адаптация посредством отбора, но элементы, то есть клетки, которые формируют костное вещество в ответ на напряжение и давление, или те, которые в ответ на стимул крови, текущей в полости, образуют кровеносные сосуды, или те, которые, будучи полностью освобожденными от одностороннего давления, развиваются в соединительную ткань, должны быть предположены. Эти типы клеток должны фактически присутствовать в зародыше; они сами по себе являются адаптациями организма и, следовательно, могут быть отнесены только к *личностному отбору*. И это верно для всех адаптаций *элементов* многоклеточных организмов, а следовательно, и для *клеток*. Их адаптация в соответствии с принципом разделения труда, их дифференцировка в мышечные, нервные и железистые клетки может быть отнесена только к естественному отбору в смысле Дарвина-Уоллеса и не может зависеть от гистонального отбора. В губчатом веществе кости

лучшая костная клетка не борется с низшей и не оставляет после себя за счет своего выживания множество потомков, которые, по возможности, лучше ее самой; борьба за существование и за потомков в данном случае ведется между двумя видами клеток, которые отличались с самого начала и из которых одна имеет преимущество в одном месте, другая - в другом. Этот случай можно сравнить со стаей почти родственных видов птиц, из которых один вид лучше всего процветает на равнинах, другой - на холмах, а третий - в горных лесах, причем все они смешались вместе на обширной новой территории, на которую они мигрировали и в которой были представлены все три вида условий. Между различными видами возникла бы борьба, в которой в каждом случае побеждал бы тот конкретный вид, который лучше всего приспособлен к местным условиям. Но каждый из них лучше всего процветал бы в том регионе, в котором он превосходил другие, и очень скоро эти три вида были бы распространены так же, как и на земле, откуда они пришли, — на равнинах, высокогорьях и в горных лесах. Это было бы результатом борьбы между тремя видами, *а не между особями внутри каждого вида*, и поэтому это не могло бы привести к улучшению отдельного вида, а только к локальному преобладанию того или иного. Признаки, которые сделали один вид приспособленным к равнине, а другой - к горному лесу, уже *существовали*; их можно отнести только к личному отбору, который с течением веков привел к адаптации их предков к условиям их жизни. Нечто подобное верно и в отношении адаптации тканей; дифференцировка отдельных видов клеток является древним наследием и зависит от индивидуального отбора, но их распределение и расположение в специально адаптированных тканях, насколько вообще существует какая-либо пластичность, зависит от гистонного отбора. Очевидно, однако, что только в той мере, в какой ткань пластична, то есть обладает способностью приспосабливаться к конкретным местным условиям. Только адаптации такого рода могут быть отнесены к гистональному отбору; базовый план даже самых сложных тканей, таких как крупные железы млекопитающих, почки, печень и так далее, должен был быть заложен в зародыше и, следовательно, должен быть отнесен к личностному отбору. Точное ограничение соответствующих сфер действия личного отбора и гистонального отбора пока невозможно, поскольку практически отсутствуют какие-либо исследования по этому вопросу.

Ру, несомненно, переоценил влияние своей "борьбы частей", когда считал, что от нее зависят самые тонкие адаптации различных видов клеток. Я признаю, что в течение значительного времени я совершал ту же ошибку, пока мне не стало ясно, как это было сначала в отношении половых клеток, что это не так и не может быть так. Как, например, могли возникнуть таким образом разнообразные и до мельчайших деталей адаптированные половые клетки, которые мы обсудим в следующей лекции? Что касается отдельного сперматозоида, то совершенно безразлично, будет ли его головка немного тоньше или толще, кончик немного острее или тупее, хвост немного сильнее или слабее. Это не решает, должна ли клетка развиваться лучше или встречаться в большем количестве, чем какая-либо другая разновидность. Но от него зависит, сможет ли он проникнуть в яйцеклетку через крошечный микропил или через прочную оболочку яйцеклетки, чтобы произвести там оплодотворение. Особь с менее хорошо сформированными сперматозоидами сможет оплодотворить меньше яйцеклеток и, следовательно, оставить меньше потомков, которые могли бы унаследовать ее склонность производить некачественные сперматозоиды, и наоборот. Таким образом, не сперматозоиды какой-либо одной особи отбираются в соответствии с их приспособленностью, а сами особи соревнуются друг с другом в производстве зародышевых клеток, которые будут оплодотворять лучше всего, то есть наиболее определенно. Таким образом, борьба носит не межклеточный характер, а является борьбой между личностями.

То же самое верно для всех клеток, дифференцированных для выполнения определенных функций; каждый новый вид железистых, мышечных или нервных клеток, которые возникали тысячу раз в ходе филогенеза, мог возникнуть только в результате борьбы между особями, которая обернулась обладанием лучшими клетками определенного вида, *а не в результате борьбы между самими клетками*, поскольку они не получили бы никакого преимущества от того, что служили организму в целом лучше, чем другие особи их вида. В отношении половых клеток мы могли бы допустить, в дополнение к личностному отбору, возможность внутренней борьбы между сперматозоидами или яйцеклетками одной и той же особи, поскольку каждая из этих клеток является зачатком новой особи, и поскольку те, которые лучше приспособлены к размножению, могут передавать свои лучшие качества этим новым особям. Я не буду здесь вдаваться в причины, по которым я считаю эту идею ошибочной, поскольку в любом случае такая интерпретация не была бы применима ни к какому другому виду клеток. Если бы, например, речь шла о превращении обычной слизи или слюнной железы в ядовитую железу, для отдельной клетки не имело бы ни малейшего значения, выделяет ли она безвредную или ядовитую секрецию; но особи со многими ядовитыми клетками имели бы преимущество в борьбе за существование.

Пока я согласен с Плейтом, когда он относит дифференцировку тканей полностью к личностному отбору, но не в его дальнейшем выводе о том, что гистонального отбора не существует. Общий план архитектурной структуры органа зависит от личного отбора, но реализация плана в конкретных случаях не предопределена вплоть до мельчайших деталей, а регулируется гистональным отбором и, таким образом, в определенной степени является адаптацией к местным условиям воздействия стимула. Направление, прочность и размер каждой отдельной костной пластинки предопределены не зародышем, а только появлением и природой костных клеток и костных пластинок в целом. Направление и прочность, которые могут принимать эти костные пластинки, зависят от местных условий деформации и давления, которые влияют на клеточную массу, как это очень ясно показано на спонгиозе косо сросшейся кости, которую мы уже описывали.

Но давайте теперь обратимся к вопросу, который здесь для нас наиболее важен: *могут ли передаваться функциональные адаптации*. Мы должны признать, что понимание причин этих адаптаций, которого мы к настоящему времени достигли, не намного облегчает ответ на этот вопрос. Гистональный отбор - это чисто *локальный* процесс адаптации к условиям преобладающих в данный момент стимулов, и вряд ли кто-то предположит, что искаженное положение губчатой оболочки при плохо зажившем переломе может вновь появиться в прямой кости потомка; это было бы совершенно вопреки принципу, поскольку искривленные пластинки в этом случае были бы приспособлены не лучшим образом. Даже на вопрос, *может ли передаваться укрепление мышц при их использовании*, нельзя ответить в свете накопленных нами к настоящему времени знаний. "Трофический эффект функционального стимула" проявляется в действии посредством исключительно локальных воздействий, посредством которых можно вызвать изменение только тех частей, которые наиболее сильно подвержены воздействию стимула. Таким образом, проблема остается неизменной: как могут передаваться потомкам чисто локальные изменения, не основанные на зародыше, а вызванные жизненными шансами?

Если бы все виды, даже в высших группах, размножались путем деления на две, мы могли бы представить, что имела место прямая передача изменений, приобретенных в ходе индивидуальной жизни в результате использования или неиспользования, хотя это предполагало бы гораздо более сложный механизм, чем кажется на первый взгляд. Но хорошо известно, что размножение путем деления по большей части ограничено простыми

организмами и что подавляющее большинство современных растений и животных размножаются посредством зародышевых клеток, которые развиваются внутри организма в областях, часто очень удаленных от частей, результаты деятельности которых, как говорят, передаются. Более того, зародышевые клетки имеют очень простое строение, по крайней мере, насколько могут различить наши глаза; ибо мы не видим в зародышевой клетке ни мышц, ни костей, ни связок, ни желез, ни нервов, а только клеточное тело, состоящее из той полужидкой живой материи, которой было дано общее название протоплазмы, и ядра, в отношении которого мы не можем сказать, что оно отличается каким-либо существенным или определенным образом от ядра любой другой клетки. Как же тогда изменения, происходящие в мышце в результате физических упражнений или дегенерации сустава в результате неиспользования, могут сообщаться с зародышевой клеткой, находящейся внутри тела, и делать это таким образом, что эта зародышевая клетка способна, когда она вырастает в новый организм, сама производить в соответствующей мышце и суставе изменения, аналогичные тем, которые произошли в родительской клетке в результате использования и неиспользования? Это вопрос, который встал передо мной очень рано, и, продолжая его, я пришел к абсолютному отрицанию передачи такого рода "приобретенных персонажей".

Чтобы объяснить, как я достиг этого результата и на чем он основан, необходимо, чтобы мы сначала ознакомились с феноменами наследственности в целом и неразрывно связанными с ними явлениями размножения, чтобы мы могли сформировать своего рода теоретическую концепцию процесса наследования — картину, по необходимости предварительную и несовершенную, механизма, который позволяет зародышевой клетке воспроизводить весь организм, а не только, как другие клетки, других, подобных ей. Таким образом, мы подводим нас к исследованию размножения и наследственности, по завершении которого мы почувствуем себя вправе вернуться к вопросу о наследовании приобретенных признаков, чтобы вынести вердикт относительно сохранения или отказа от принципа Ламаркизма.

ЛЕКЦИЯ XIII

РАЗМНОЖЕНИЕ У ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Размножение делением—У амфибий—У инфузорий—Деления следуют одно за другим в непосредственной последовательности—Образование зародышевых клеток у многоклеточных-Контраст между зародышевыми клетками и клетками тела—Потенциальное бессмертие одноклеточных организмов-Начало естественной смерти-Почкование и деление у многоклеточных.

Мы хотим рассмотреть воспроизводство организмов в особой связи с проблемой наследственности, и наиболее поучительно начать с низших форм жизни — одноклеточных, поскольку их структура, насколько мы можем видеть с помощью имеющихся в нашем распоряжении инструментов, очень проста и, что еще более важно, относительно однородна.

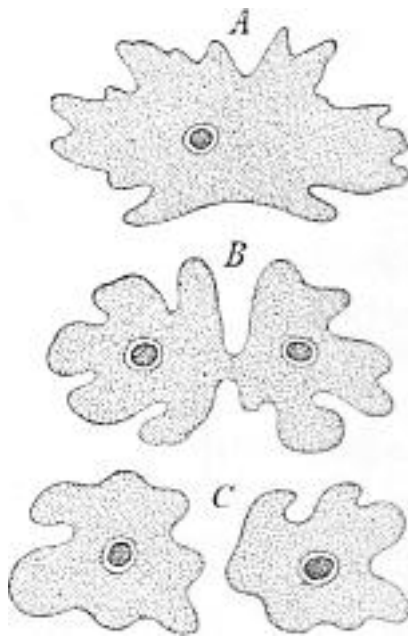


Рис. 59. Амба: процесс деления. А, перед началом разделения. В, ядро разделилось на две части. С, две дочерние Амбы. Увеличено примерно в 400 раз.

Предположим, что существуют бактериоподобные организмы совершенно однородного строения и что они размножаются простым делением на две части, причем каждое палочковидное существо делится поперечно посередине своей длины, то две половины будут представлять независимые дочерние организмы, структура которых будет точно соответствовать структуре материнского организма, действительно, никоим образом не сможет отклоняться от него и, следовательно, переняла бы все его признаки, то есть унаследовала бы их. Размер тела - единственная особенность, которая явно не передается по наследству, но на самом деле она потенциально передается по наследству, поскольку структура разделенных частей включает в себя вместимость и пределы их возможного роста. Более того, размер тела не является неизменным ни у одного вида; определенный размер воспроизводится только при сходных условиях развития. Наследование здесь заключается просто в продолжении материнского организма двумя дочерними клетками.

Даже у Амбы (рис. 59) мы могли бы представить процесс наследования столь же простым, хотя, поступая таким образом, мы, вероятно, сделали бы ошибочный вывод, поскольку структура этих низших одноклеточных животных, вероятно, кажется нам более простой и однородной, чем она есть на самом деле. Среди инфузорий совершенно очевидно, что наследование подразумевает нечто большее, чем простое разделение материнского животного пополам на две дочерние клетки; должно быть задействовано нечто большее. Ибо среди этих одноклеточных животных дифференциация тела не только велика, но и несимметрична. Задний и передний концы различны, и поперечное деление животного, в котором заключается здесь процесс размножения, дает не две половины, а две очень неравные части. В отделе *стенга*, так называемой трубчатой животной оболочки (рис. 60), передняя часть содержит воронкообразный рот и пищеводный тракт с их сложным питательным аппаратом, круглую перистому с ее спирально изогнутыми рядами составных реснитчатых пластинок, так называемые мембранеллы и так далее; задняя половина не содержит всего этого, но обладает ножкой материнского стента с его прикрепляющим органом, которого нет в передней половине. Но каждая из двух частей обладает способностью к "регенерации", то есть она способна заново развить недостающие части, рот или лапу, и так далее. Таким образом, здесь уже не просто сохраняется материнская

организация у животных-дочерей, здесь добавляется нечто новое, нечто, требующее объяснения; мы сталкиваемся с первой загадкой наследственности. Простой рост не объясняет это явление, поскольку то, что должно быть добавлено для завершения разделенных пополам частей, имеет иную структуру, иную форму, другой вспомогательный аппарат, отличный от любого, которым обладают сами половинки. То, что при нормальном процессе деления у инфузорий формирование нового рта и области перистомы начинается до фактического разделения половинок, никоим образом не влияет на это положение вещей, поскольку даже если стентор разрезать надвое искусственно, разрезанные половинки образуют цельных животных. И действительно, стентора можно разрезать на три или четыре части, и при определенных условиях каждая часть разовьется в полноценное животное. Следовательно, эти части должны обладать чем-то большим, чем просто способностью к росту. Позже мы попытаемся выяснить, может ли эта чудесная невидимая передача характеров, это отражение целого в каждой из частей быть каким-либо образом теоретически выражено и включено в нашу схему концептуальной формулировки.

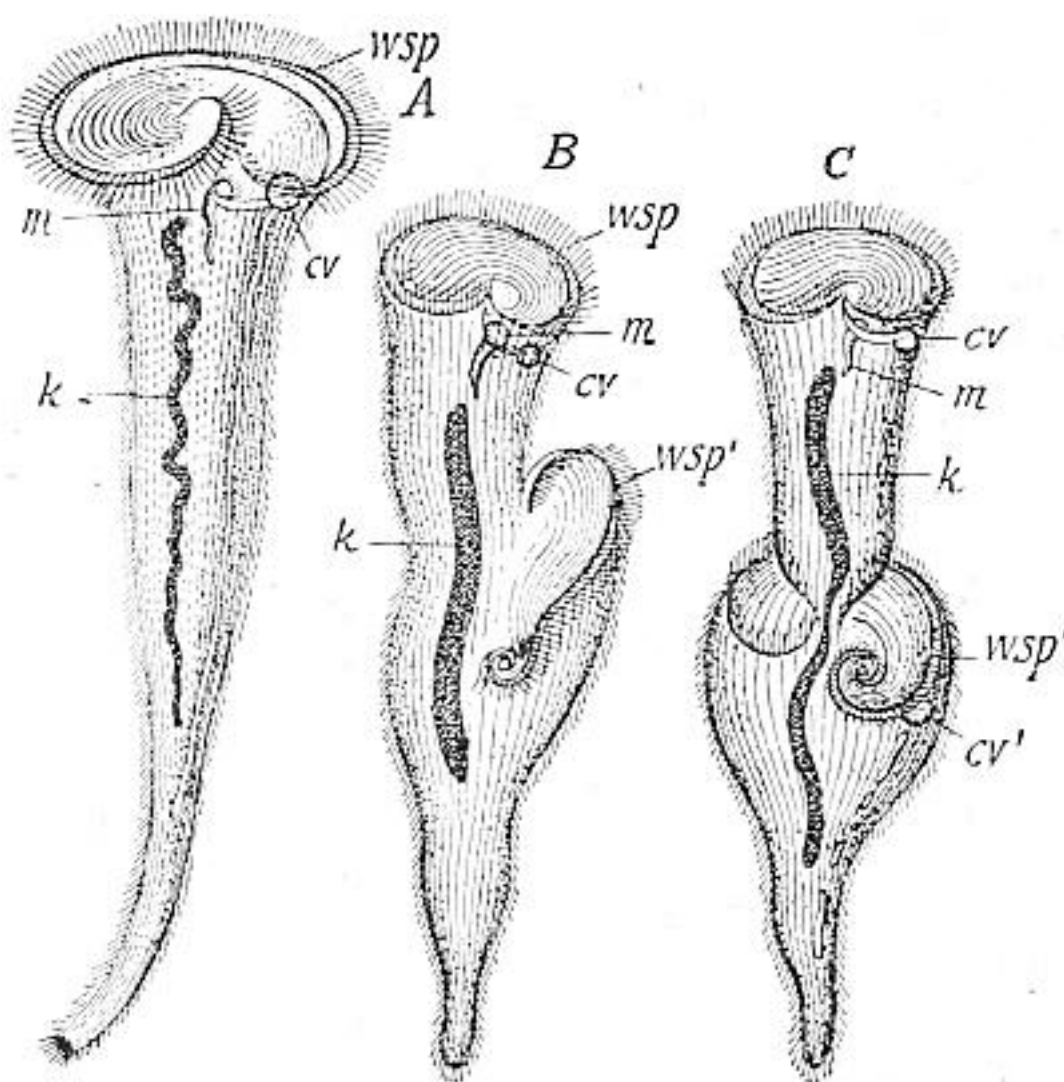


Рис. 60. *Стентор рюсселии*, труба-животное. Процесс деления. *wsp*, реснитчатая спираль, ведущая ко рту (*m*); *cv*, сократительная вакуоль. А, готовясь к делению, ядро (*k*) слилось в длинную скрученную ленту. В, вторая реснитчатая спираль (*wsp'*) начала формироваться; ядро (*k*) сокращается. С, непосредственно перед стягиванием двух дочерних стентов. Увеличено примерно в 400 раз. После Штейна.

Теперь, когда мы познакомились с этими фактами, нас уже не удивит, что размножение одноклеточных животных не всегда зависит от *равного* деления, но возможны и неравные спонтанные деления, так что одна или несколько меньших частей клеточного тела, содержащих часть клеточного ядра, могут отделиться от материнского животного. Это происходит особенно среди сосущих инфузорий, или ацинет. В отношении феноменов наследования проблема, возникающая в связи с равным делением инфузорий, повторяется, и на нее никоим образом не влияет тот факт, что равное деление может происходить несколько раз или много раз подряд, так что от одного животного может быть произведено большое количество маленьких кусочков одинакового размера в быстрой последовательности. Характерные признаки животного-матери нередко теряются из виду, полностью или частично, когда это происходит, и разделенные части, по-видимому, состоят из однородного клеточного тела и ядра; но они обладают способностью к самовосстановлению или, если угодно этому выражению, к развитию в животных, сходных с организмом-матерью. Такие разделенные части вполне можно было бы назвать зародышами, только не следует забывать, что отношение животного-матери к этим зародышам отличается от отношения высшего животного или растения к своим зародышевым клеткам; одноклеточное животное распадается путем непрерывного деления на эти "зародыши", в то время как многоклеточное продолжает свое индивидуальное существование, не нарушенное производством своих зародышевых клеток.

Начало так называемого "спорообразования" можно обнаружить у многих инфузорий. Таким образом, голотричный вид, *Holophrya multifiliis* (рис. 61), размножается, сначала заключаясь в кисту или капсулу, а затем многократно делясь в быстрой последовательности, так что последовательно возникают 2, 4, 8, 16 и т.д. особи, которые впоследствии прорываются из кисты (рис. 61, Б). У грегаринов и других спорозоидов период деления длится гораздо дольше, и заключенное в оболочку животное делится на 128, 256 или даже более частей; но и в этом случае каждая часть или "спора" получает часть материнского клеточного тела и клеточного ядра, так что принципиальной разницы между этим и простым разделением на две части, продемонстрированным *Стентором*, нет; как в том случае, так и здесь, разделенным частям передается не полностью дифференцированная структура животного; это всего лишь способность заново развить ее на поверхности. за их собственный счет. Таким образом, здесь мы снова сталкиваемся с фундаментальной проблемой наследственности: как возможно, что способность воспроизводить сложное целое может быть присуща простым частям?

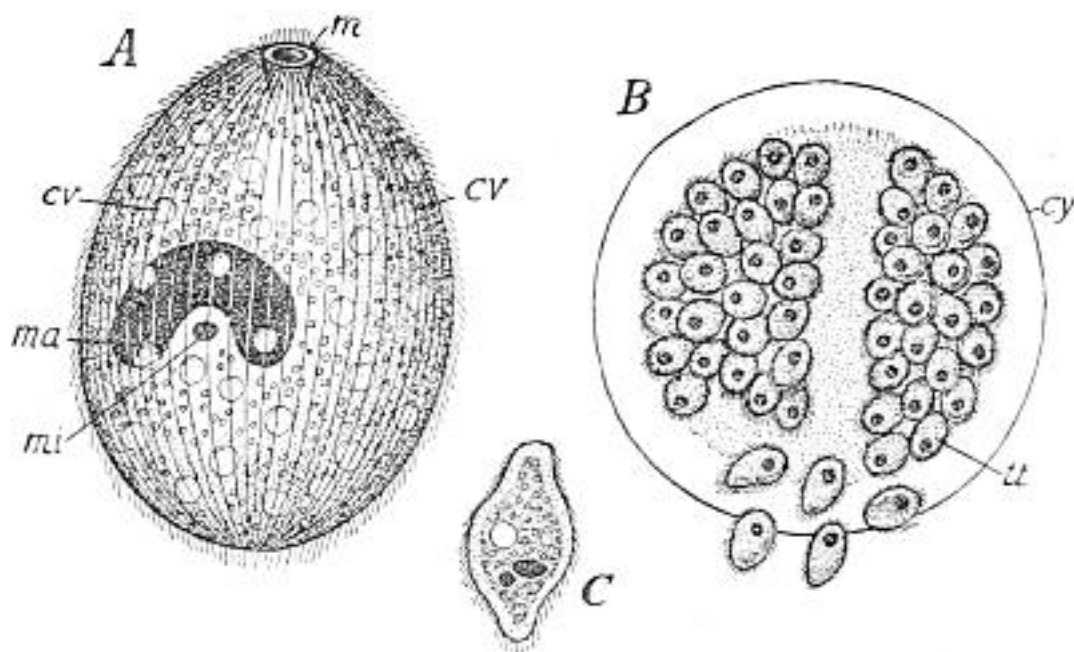


Рис. 61. *Holophrya multifiliis*, инфузория, паразитирующая на коже рыб. А - в обычном состоянии; *ma* - макронуклеус; *mi* - микроядро; *cv* - сократительная вакуоль; *m* - рот. В, после того, как бинарное деление было несколько раз повторено внутри кисты (*cy*); *tt*, результаты деления. С, один из этих блоков сильно увеличен.

В отличие от одноклеточных организмов, подавляющее большинство многоклеточных, многоклеточных животных и растений Metazoa и Metaphyta, отличаются не только множеством своих клеток, но еще в большей степени разнообразной дифференцировкой этих клеток в соответствии с принципом разделения труда, так что различные функции животного не выполняются всеми клетками равномерно, а каждая функция отнесена к определенному набору клеток, специально организованных по отношению к ней. Таким образом, существует дифференциация между подвижными, питательными и репродуктивными клетками, а также могут существовать железистые, нервные, мышечные клетки и клетки кожи, и мы знаем, как возникла эта дифференцировка на огромное количество различных видов клеток с высокоспециализированными функциями, особенно среди высших животных, во множестве, которое нелегко не заметить. Таким образом, мы обнаруживаем большое количество самых разнообразных видов клеток, все из которых служат для поддержания организма, в отличие от просто репродуктивных клеток или зародышевых клеток. Только они обладают способностью воспроизводить при определенных условиях новую особь того же вида. Мы можем противопоставить этим зародышевым клеткам, которые служат не для поддержания индивидуума, а только для поддержания вида, все другие виды клеток под названием соматических, или клеток тела. Проблема, которую мы должны решить сейчас, лежит перед нами в вопросе, как получается, что зародышевая клетка способна производить из себя все другие клетки в определенной последовательности и расположении и, таким образом, способна строить тело нового индивидуума?

Сходство этой проблемы с проблемой, сформулированной в отношении одноклеточных организмов, сразу очевидно, но оно становится еще более очевидным, когда мы вспоминаем, что пропасть между одноклеточными организмами и высшими животными и растениями преодолевается определенными переходными формами, которые представляют наибольший интерес, особенно в связи с проблемами наследственности.

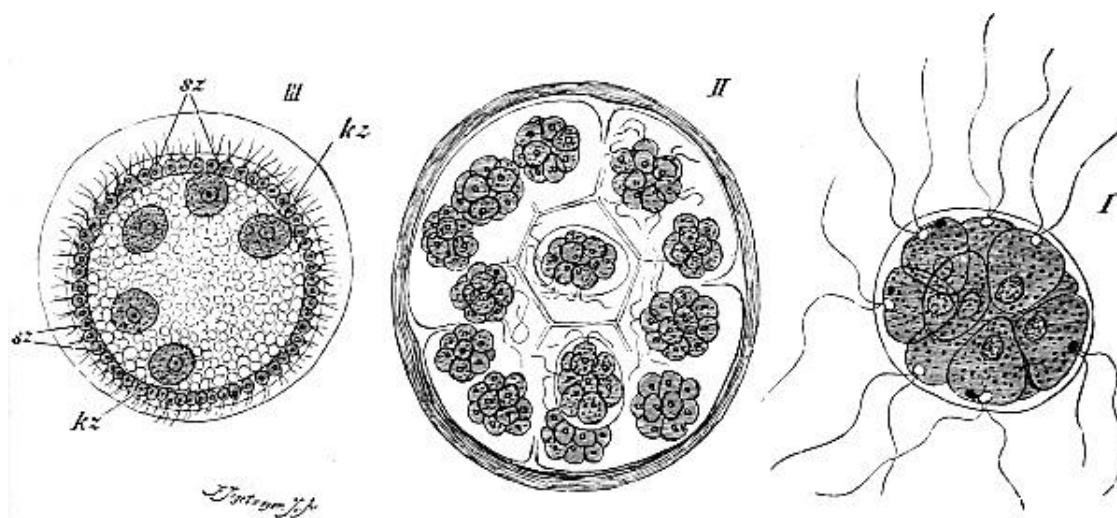


Рис. 62. *Pandorina morum*; по Прингсгейму. I, молодая колония, состоящая из 16 клеток. II, Другая колония, клетки которой воспроизвели дочерние колонии; все клетки одинаково похожи. III, молодая колония вольвоксов; sz, соматические клетки; kz, зародышевые клетки.

Среди низших водорослей есть семейство вольвоциновых, в котором дифференциация многоклеточного тела по принципу разделения труда только началась; у некоторых родов она действительно осуществилась, хотя и самым простым способом, какой только можно себе представить, а у других она еще не началась. Так, у представителей рода *Pandorina* особь состоит из шестнадцати зеленых клеток, объединенных в шар (рис. 62, I), каждая из которых в точности похожа на другую и все функционируют одинаково. Все они объединены в сферическое тело, единое целое, студенистым матриксом, который все они выделяют, и таким образом образуют клеточную колонию, клеточный фонд, многоклеточную особь; но каждая из этих клеток имеет не только все типичные части — тело клетки, ядро и сократительную вакуоль, — но и каждая обладает парой жгутиков, или двигательных органов, глазным пятном и хлорофилловым телом, которое позволяет им усваивать пищу из воды и воздуха. Таким образом, каждая из этих клеток выполняет все соматические функции, то есть все, что необходимо для поддержания индивидуальной жизни. Но каждый из них также обладает способностью воспроизводить всю колонию из самого себя, то есть он также выполняет функцию размножения, необходимую для поддержания вида. Когда такая колония, шестнадцать клеток которой постоянно растут, некоторое время ведет свободноплавательную жизнь в воде, клетки втягивают свои жгутики, и каждая начинает размножаться, делясь на 2, 4, 8, наконец, на 16 клеток того же вида, которые остаются вместе, образуя сферическую массу, заключенную в студенистый секрет (рис. 62, II). Таким образом, теперь вместо шестнадцати клеток в материнской колонии есть шестнадцать дочерних колоний, каждая с шестнадцатью клетками, которые вскоре обрастают жгутиками и глазчатыми пятнами и затем готовы вырваться из растворяющегося желе материнского стада в качестве независимых особей. У этой *пандорины* нет следов дифференцировки составляющих ее клеток для выполнения определенных и различных функций, но почти родственный род того же семейства, род *Volvox* (рис. 62, III), состоит из двух видов клеток — с одной стороны, из мелких клеток (sz), которые встречаются в большом количестве и составляют стенку полый студенистой массы, образуя, так сказать, скелет *Volvox*; и, с другой стороны, из гораздо меньшего числа клеток, которые очень компактны, намного крупнее (kz). Первые, "тела" или "соматические" клетки, зеленые, имеют красное "глазное пятно" и два жгутика; они соединены друг с другом отростками, идущими от их клеточных тел, и способны посредством скоординированного действия своих жгутиков приводить всю колонию в медленное вращательное движение в воде. Многие из моих читателей, несомненно,

знакомы с этими светло-зелеными шарами, которые вполне узнаваемы невооруженным глазом и весной населяют наши болотные лужи и пруды в таком изобилии, что достаточно набрать стакан воды, чтобы получить их большое количество.

Только что описанные маленькие жгутиковые клетки служат не только для передвижения колонии, но и для питания, для выделения желе и продуктов жизнедеятельности; короче говоря, они выполняют все функции, необходимые для поддержания жизни, но не для размножения. Они действительно могут размножаться путем деления, когда колония молода, подобно клеткам *пандорины*, но они не могут воспроизводить всю колонию, а только клетки, подобные им самим, то есть другие соматические клетки. У *Volvox* поддержание вида, производство дочерней колонии, является функцией второго и более крупного вида клеток, репродуктивных клеток, которые содержатся внутри (заполненной водянистой жидкостью) студенистой сферы. У них нет жгутиков (*kz*), и поэтому они не участвуют в плавательных движениях соматических клеток. В настоящее время нам нет необходимости упоминать о том факте, что существует несколько видов этих клеток, и достаточно указать, что простейшие из них, так называемые "Партеногонидии", после того, как они достигли значительного размера, начинают процесс деления, который приводит к образованию дочерней колонии. Обычно в колонии *вольвокса* есть несколько таких крупных репродуктивных клеток, и как только они развиваются в такое же количество дочерних колоний, они прорываются наружу через разрыв в теперь уже вялом желе материнской сферы и начинают вести независимую жизнь. Материнская сфера, которая теперь состоит только из соматических клеток, не способна производить новые репродуктивные клетки; она постепенно теряет свою сферическую форму, опускается на землю и умирает.

В *Volvox* мы впервые имеем клеточную колонию, в которой было установлено различие между телом или соматическими клетками и репродуктивными или зародышевыми клетками. В отличие от *Pandorina*, большое количество, фактически большинство клеток колонии, утратили способность воспроизводить целое путем деления, и только немногие репродуктивные клетки обладают этим, в то время как они, в свою очередь, утратили другие функции, в частности функцию передвижения. Их способность воспроизводить целое, то есть их наследственная способность, придает им больший теоретический интерес, чем клеткам *Pandorina*, поскольку последним требуется только производить себе подобных, потому что в колонии есть только один вид клеток, в то время как в *Volvox* репродуктивная клетка может не только производить себе подобных путем деления, но также может производить клетки организма. Проблема весьма аналогична той, с которой нам пришлось столкнуться в отношении одноклеточных животных сложного строения, инфузорий. Возникает вопрос, как может часть животного-трубача, у которой нет рта, развить из себя новый рот и ресничный аппарат? здесь возникает вопрос, как клетка может путем деления дать начало не только другим, подобным ей, но и клеткам тела, которые имеют совершенно иную структуру? В простейшей форме это фундаментальная проблема любого размножения с помощью зародышевых клеток, к которой мы должны теперь перейти. Но сначала небольшое отступление.

Мы уже отмечали, что одноклеточные организмы размножаются делением, причем первоначально, как и в подавляющем большинстве случаев в наши дни, делением на две части. Отсюда следует, что среди них нет *естественной* смерти, ибо, если бы она была, вид вымер бы по мере старения особей; но этого не происходит. Два дочерних организма, которые возникают в результате двойного деления инфузории, никоим образом не отличаются по своей жизненной силе; каждый из них обладает равной способностью к повторному удвоению при делении, и так продолжается, насколько мы можем видеть,

неограниченное время. Таким образом, одноклеточные организмы не подвержены естественной смерти; их тело действительно изнашивается в ходе обычной жизни, так что необходимо образование новых ресничек и так далее, но оно не изнашивается в том же смысле, в каком изнашивается наше тело и тело всех многоклеточных и метафитов, где в процессе функционирования органы постепенно изнашиваются, пока не становятся неспособными функционировать. Наше тело стареет и, наконец, не может больше продолжать жить; но среди одноклеточных организмов нет старения и нет смерти при нормальном ходе индивидуального развития. Одноклеточные, можно сказать, бессмертны; то есть, в то время как особи могут быть уничтожены внешними факторами, кипятком, ядами, быть раздавленными или съеденными и так далее, в каждый период некоторые особи избегают такой участи и увековечивают себя в последующие эпохи. Ибо, строго говоря, дочерняя особь является лишь продолжением материнской особи; она содержит в себе не только половину субстанции, но и организацию, и жизнь продолжается непосредственно от матери к дочери. Дочь - это просто половина матери, которая впоследствии возрождается; а другая половина матери продолжает жить в другой дочери, так что при этом размножении ничего не умирает. Можно сказать, что дочь должна заново развить другую половину своего тела, и что, следовательно, это новая индивидуальность, а не просто продолжение старой, и что, следовательно, одноклеточные животные не бессмертны. Над "бессмертием" простейших можно смеяться; идея о том, что "бессмертные" простейшие - это все те же особи, которые жили на земле миллионы лет назад, может показаться абсурдной, но все подобные возражения означают не более чем доктринерские придирки к концепциям "индивидуума" и "бессмертия", которые вообще не существуют в природе, а являются просто человеческими абстракциями и, следовательно, имеют лишь относительную ценность. Мой тезис о потенциальном бессмертии одноклеточных направлен ни на что иное, как на то, чтобы донести до Науки тот факт, что наступление физиологической, то есть естественной, смерти причинно связано с переходом от одноклеточных организмов к многоклеточным; и это истина, которую не опровергнут никакими софизмами. Это Вольвоцины, которые показывают нам, так сказать, точную точку, в которой наступила естественная смерть, в которой она была введена в мир жизни. В *Пандорине* положение вещей по-прежнему такое же, как и в одноклеточных организмах, поскольку каждая клетка по-прежнему является всем во всем, каждая может дать начало целому, ни одна не умирает от физиологических причин, связанных с ходом развития, и поэтому они "бессмертны" в указанном смысле. Но в *Volvox* "индивидуум" умирает, когда он выделяет свои репродуктивные клетки, потому что здесь развивается контраст между зародышевыми клетками и телом. Только тело смертно в том смысле, что подвержено естественной смерти; зародышевые клетки обладают потенциальным бессмертием одноклеточных животных, и необходимо, чтобы они обладали им, если вид хочет продолжать существовать.

Уже из одного этого кажется не совсем ясным, почему тело или сома должны быть подвержены смерти, и когда я впервые попытался прийти к ясности в отношении этих вопросов, я попытался выяснить, почему естественная смерть тела была вызвана ходом эволюции. Я не сразу нашел истинное объяснение, но, не откладывая обсуждение своих ошибок, я продолжу излагать то, что, по моему мнению, является истинной причиной. Она заключается просто в том факте, который мы рассмотрим позже более подробно, что каждая функция и каждый орган исчезают, как только они становятся излишними для поддержания конкретной формы жизни, о которой идет речь. Способность жить без ограничений бесполезна для соматических клеток, а следовательно, и для организма, поскольку они не могут производить новые репродуктивные клетки после освобождения тех, которые присутствовали ранее; и с этим индивидуум перестает представлять какую-либо ценность для сохранения вида. Какое преимущество было бы для вида, если бы *шарик* *Volvox*

продолжали жить в течение неограниченного времени после того, как репродуктивные клетки были развиты и освобождены? Очевидно, что их дальнейшая судьба не может оказать никакого влияния на определение или сохранение признаков вида, и для продолжения существования вида совершенно безразлично, будут ли они жить и как долго.

Следовательно, сома утратила способность, которая обуславливает бесконечное продолжение жизни и непрерывное обновление клеток тела.

В связи с этими взглядами был задан насмешливый вопрос, как могло быть утрачено "бессмертие", если бы оно действительно было свойством одноклеточных и недифференцированных клеточных колоний, как если бы мир, который мы считаем вечным, отказался от своей вечности. Но насмешка отталкивает поверхностный взгляд, который неспособен провести различие между бессмертием, о котором мечтали поэты, религиозные и светские, и реальной силой, которой определенные формы жизни вынуждены сопротивляться, будучи постоянно истощенными собственным метаболизмом. То, что мы называем это "бессмертием", мне кажется, не требует никаких извинений, поскольку за наукой всегда признавалось право переносить популярные слова и идеи в ограниченном и несколько измененном смысле на научные концепции, когда это кажется необходимым. То, что слово "бессмертие" в данном случае выражает положение вещей точнее и лучше, чем любое другое, не подлежит сомнению, так же как мы не можем сомневаться в том, что в отношении естественной смерти существует реальное различие, которое мы должны учитывать, между одноклеточными и высшими организмами. То, что позволяет виду в случае высших организмов, таких, например, как мы, существовать в течение веков, - это не бессмертие индивидуума, личности, а только бессмертие зародышевых клеток; только они среди клеток всего организма сохранили первозданную силу. Маленькая частичка личности все еще бессмертна, но лишь ничтожная часть, которая не может рассматриваться как эквивалентная целому ни морфологически, ни с точки зрения концепции индивидуальности. Может ли кто-нибудь считать себя идентичным своим детям? Если бы кто-нибудь вообразил это, это все равно было бы не так, потому что он сам со временем умер бы естественной смертью, а его дети продолжали бы жить до тех пор, пока они тоже не произвели на свет детей и, в свою очередь, тоже не умерли. Совсем иначе обстоит дело с инфузорией, которая никогда не ложится умирать, а просто заново разделяется на две половины, которые продолжают жить.

Едва ли возможно, чтобы такая простая и ясная истина так долго оставалась нераскрытой, и еще более невероятно, что с тех пор, как она была провозглашена, над ней до недавнего времени смеялись как над ложью, как над псевдонаучным произведением и как над бесполезным. Но такова судьба всякого знания, которое основывается на разумной и всеобъемлющей обработке фактов, подвергающихся нападкам, пока оно постепенно не подавит антагонизм тяжестью своей истины и не вынудит, по крайней мере, молчаливое признание.

Тот факт, что естественная смерть наступила с появлением "тела", сомы, в отличие от зародышевых клеток, рано или поздно заставит признать. Когда я указал выше, что объяснение естественной смерти заключается в том факте, что для сомы было бы излишним продолжать жить неограниченно после того, как она выпустила свои зародышевые клетки и таким образом выполнила свой долг перед видом, я только хотел сказать, что это было общей причиной введения естественной смерти. Я не сомневаюсь, что фактическое начало этого феномена могло быть положено и, вероятно, действительно имело место другими путями. Многие виды клеток высших животных погибают в результате своей функции; это, так сказать, их дело - погибать, распадаться; так обстоит дело со многими железистыми и

эпителиальными клетками. Очень может быть, что во многих высокодифференцированных тканевых клетках, таких как нервные, мышечные и железистые клетки, высокая дифференцировка сама по себе исключает возможность неограниченной продолжительности жизни и размножения. Следовательно, только благодаря этому истощение тела и окончательная смерть могут быть объяснены внутренними причинами. Но более глубокая причина остается той, на которую я уже указал, ибо очевидно, что если бы продолжение жизни, то есть бессмертие сомы, было необходимо для сохранения вида, то оно выжило бы благодаря естественному отбору; то есть, если бы это было так, то гистологические дифференцировки, несовместимые с бессмертием, не появились бы; они всегда были бы устранены на пути развития, поскольку выживает только то, что приспособлено к своей цели. Только если бы бессмертие сомы было безразлично для вида, сома могла бы стать настолько высокоорганизованной, что стала подвержена смерти.

Таким образом, старая песня о бренности жизни неприменима ко всем формам жизни: естественная смерть - это явление, появившееся сравнительно поздно в развитии органического мира, явление, которое до определенного момента мы можем вполне хорошо понять с точки зрения целенаправленности.

Я бы слишком далеко ушел от цели, к которой мы сейчас стремимся, если бы попытался показать в связи с естественной смертью, что долговечность сомы, или то, что мы обычно называем нормальной продолжительностью жизни, также точно регулируется естественным отбором, так что каждый вид обладает именно той продолжительностью жизни, которая наиболее благоприятна для него, в соответствии с его физическим строением, физиологическими возможностями и условиями жизни, к которым ему приходится приспосабливаться^[11]. Но, как бы ни была интересна эта тема, я не должен отвлекаться дальше, а должен вернуться к нашему настоящему предмету изучения, а именно к воспроизводству в его связи с наследованием.

^[11] See Weismann, *Ueber die Dauer des Lebens*, Jena, 1882. Переведен в "Очерки наследственности".

Мы отвлеклись от этого исследования после того, как увидели, что все, даже самые сложные, многоклеточные растения и животные, у которых дифференцировка клеток на ряд групп клеток с самыми разнообразными функциями достигла наивысшей степени сложности, способны производить особые клетки, зародышевые клетки, которые обладают способностью воспроизводить из себя другой организм того же вида и с такой же сложной структурой. Можно подумать, что такие клетки обязательно должны быть очень сложными по своей структуре, но в большинстве случаев ничего подобного не видно, и зародышевые клетки часто кажутся более простыми по организации, чем многие клетки тканей, такие как железистые клетки; и там, где зародышевая клетка необычного размера или сложности структуры, это обычно не имеет отношения к уровню организации молодого существа, которое должно из нее получиться, но обусловлено исключительно особыми условиями, налагаемыми на конкретную зародышевую клетку, если из нее должен развиваться молодой организм. Скоро мы увидим, что под этим подразумевается.

Здесь я должен отметить, что растения и животные размножаются не только с помощью зародышевых клеток, но что многие виды — большинство растений и более простые формы животных — также демонстрируют размножение почкованием или делением. Все животные и растения, которые не останавливаются на стадии индивидуума, "личности", но поднимаются на более высокую стадию "подвоя" (или клубнелуковицы), иллюстрируют это. Первая особь, от которой происходит формирование подвоя, дает начало путем почкования

или деления новым особям, которые остаются прикрепленными к ней, и, в свою очередь, путем повторного образования почек дает начало третьему, четвертому или n -му поколению особей, все остающиеся в связи с первой и вместе образующие составную индивидуальность колонии животных или подвоя растений. Такие колонии или скопления наблюдаются у полипов и кораллов, сифонофор и мшанок, а среди растений, по словам Александра Брауна, у всех фанерогамов, которые не состоят только из одного побега. В этих случаях мы обнаруживаем, что определенные или, возможно, неопределенные группы клеток в геноме могут дать начало новому человеку, и мы должны выяснить, как эта способность может быть теоретически истолкована.

Новые подвои также могут происходить от таких почек или от отдельных особей подвоя. Пресноводный полип (*Hydra*) дает начало путем почкования небольшому стаду, состоящему самое большее из трех-четырех особей; но отпочковавшиеся молодые особи остаются прикрепленными к родительской гидре только до тех пор, пока не достигнут своего полного развития; затем они отделяются и оседают независимо и начинают, в свою очередь, отпочковывать такое же временное потомство. Среди растений есть много таких, которые, как *Dentaria bulbifera* и *Marchantia polymorpha*, размножаются так называемыми "выводковыми почками", то есть почками, которые отпадают от подвоя и вырастают в новые растения. Все садоводческое размножение растений черенками также зависит от процесса бутонизации, поскольку то, что отрезается от материнского растения и втыкается в землю, представляет собой отдельный побег, то есть "особь", обладающую способностью пускать корни в землю и за счет постоянного бутонизации давать начало новым побегам или особям, которые вместе составляют новый растительный подвой.

Однако я не должен тратить много времени на это так называемое "бесполое" размножение почкованием и делением, потому что оно не предлагает никакого способа, с помощью которого мы могли бы глубже проникнуть в процессы наследования, и мы можем быть довольны, если нам удастся привести их в соответствие с другими теоретическими взглядами, которые мы выводим из других явлений. Эти формы размножения долгое время считались древнейшими и простейшими, и только со времен Фрэнсиса Бальфура постепенно утвердилось убеждение, что этого не может быть, но что это скорее вторичные методы размножения у многоклеточных и метафитов, которые, следовательно, покоятся на очень сложной основе. Мы видели, что зародышевые клетки появились вместе с многоклеточным организмом, и шаг от *Пандорины* к *Вольвоксу* настолько мал, насколько это можно себе представить. Таким образом, доказано, что древнейшим способом размножения среди многоклеточных организмов был способ размножения через зародышевые клетки, по крайней мере, на этой линии эволюции. *Вольвокс* не размножается делением или развитием почек из какой-либо части сферической колонии клеток. То, что известно как почкование у одноклеточных организмов, является всего лишь неравномерным клеточным делением и не имеет ничего общего, кроме своего внешнего вида, с почкованием высших растений и животных. Последнее, следовательно, является чем-то новым, более позднего и независимого происхождения; *примитивный способ - это размножение одноклеточными микробами.*

ЛЕКЦИЯ XIV

РАЗМНОЖЕНИЕ ЗАРОДЫШЕВЫМИ КЛЕТКАМИ.

История—Дифференцировка половых клеток на мужские и женские—Pandorina—Volvox—Сперматозоиды и яйцеклетки у водорослей—Зооспермальная форма мужских половых клеток—Зооспермальные рачки—Адаптация сперматозоидов к условиям оплодотворения—Дафнии—Сперматозоиды у разных групп животных—Их мельчайшая структура—Форма и строение яйцеклетки—Адаптация яйцеклетки к данным условиям—Диморфные яйцеклетки у того же вида—Питательные клетки, связанные с яйцеклетками—Сложная структура из птичьего яйца.

Если мы теперь обратимся к размножению многоклеточных и метафиты посредством зародышевых клеток, мы обнаружим, что большое количество низших растений продуцируют зародышевые клетки, которым для развития нового растения не требуется ничего, кроме определенных благоприятных внешних условий, прежде всего влаги и тепла. Таковы, например, "споры" папоротников, которые образуются на нижней поверхности листьев в виде небольших скоплений коричневого или желтого цвета, легко видимых невооруженным глазом. Эти споры по отдельности очень малы, так что тысячи из них образуют одну споровую гроздь или спорангий, а один папоротник ежегодно выделяет миллионы спор. Каждая спора представляет собой зародышевую клетку, заключенную в защитную капсулу, и может, если ее перенести ветром в место, благоприятное для прорастания, превратиться в молодое растение, так называемый проталлиум, из которого впоследствии развивается собственно папоротниковое растение.

Это размножение спорами рассматривалось как форма так называемого "бесполого размножения" и было отнесено к этой категории наряду с почкованием и делением. Но это не имеет ничего общего с этими формами размножения, за исключением того негативного характера, что акт оплодотворения, который мы рассмотрим позже, в данном случае не происходит. Этот способ классификации имеет не больше оснований, чем разделение животного царства на позвоночных и бескостных животных, у которых отрицательный характер отсутствия позвоночных привел к сокращению числа совершенно разнородных форм в одной группе. Я не собираюсь оспаривать, что обе эти классификации были полностью оправданы в свое время; действительно, они свидетельствовали о шаге вперед. Однако в настоящее время разделение "беспозвоночные" или "бескостные животные" как научная концепция было оставлено, и то же самое следует сделать с категорией "бесполое размножение", поскольку оно объединяет совершенно разные вещи, такие как размножение одноклеточными и многоклеточными "микробами", и, более того, основано на совершенно ошибочном представлении о том, что на самом деле представляет собой "оплодотворение". Оба термина вполне могут быть сохранены просто для удобства, но очень хотелось бы, чтобы два подходящих обозначения, предложенные Геккелем, — моногония для бесполого и амфигония для полового размножения — вошли во всеобщее употребление.

Между тем достаточно сказать, что размножение "спорами" обычно происходит у водорослей, грибов, мхов и растений, похожих на папоротники, и что есть также животные, у которых зародышевые клетки обладают способностью давать начало новой особи. Но случаи, о которых я в основном думаю, - это случаи так называемого непорочного зачатия или партеногенеза, которые нельзя сравнивать с размножением спорами в отношении способа их возникновения; в происхождении этого способа размножения есть особенность, которую я смогу прояснить только после того, как мы изучим нормальные формы того, что называется "половым размножением".

Поэтому мы перейдем к этому способу воспроизведения. Хорошо известно, что у всех высших животных, так же как и у Человека, особь не может размножаться сама по себе; необходимо сотрудничество двух особей, а они — самец и самка — существенно отличаются друг от друга во многих деталях. Их союз в акте деторождения вызывает развитие новой особи, независимо от того, созревает ли она внутри матери в специальном сосуде или откладывается в виде "оплодотворенной яйцеклетки", как у птиц, низших позвоночных и большинства "беспозвоночных".

На протяжении всей жизни Человек рассматривал этот процесс размножения как существенный фактор в происхождении новых особей, и поскольку он не имел представления о сути процесса, он неизбежно должен был рассматривать размножение как нечто совершенно таинственное, а сотрудничество двух полов как *непременное* условие размножения в целом; таким образом, совокупление и размножение казались идентичными.

Таково было в основном общественное мнение на момент открытия бесчисленных мельчайших нитей, так называемых "сперматозоидов" в "оплодотворяющей" семенной жидкости мужчины. Это открытие было сделано в 1677 году Левенгуком в отношении птиц, млекопитающих и многих других животных. Альбрехт фон Галлер (1708-1777) сначала был склонен рассматривать эти сперматозоиды как зачатки эмбриона, но позже, в течение своей долгой жизни, он отказался от этой теории и объявил их своего рода паразитами в семенной жидкости, не имеющими никакого отношения к оплодотворению. Такое же мнение было высказано в 1835 году К. Э. фон Бэр в противовес мнению Прево и Дюма, которые правильно интерпретировали сперматозоиды как важнейшие элементы семенной жидкости. Если разобраться в этом вопросе в деталях, становится почти невероятным, что было допущено такое количество ошибок и пройдено так много окольных путей до того, как были получены даже ограниченные знания середины девятнадцатого века — то есть достаточно, чтобы дать основание для утверждения, что оплодотворение зависит от контакта сперматозоида с телом яйцеклетки. В 1843 году Мартин Барри обнаружил сперматозоиды в оболочке яйцеклетки кролика, но лишь некоторое время спустя (1852) исследования Мейснера, Бишоффа и Ньюпорта установили тот факт, что зоосперм проникает через оболочку яйцеклетки. Все остальное оставалось совершенно неясным и не могло быть прояснено до тех пор, пока считалось, на основании наблюдений, которые сами по себе были достаточно правильными, что для оплодотворения одной яйцеклетки всегда необходимо *несколько* зоосеменных растений.

Для понимания процесса даже в его самых общих чертах не хватало, помимо технических методов, понимания морфологической ценности яйцеклетки и сперматозоида. Необходимо было распознать и яйцеклетку, и сперматозоид как *клетки*, прежде чем их объединение при оплодотворении можно было рассматривать как слияние двух клеток, как совокупление или конъюгацию двух мельчайших элементарных организмов. Но эти знания приобретались очень постепенно, и даже в шестидесятые годы мнения по этому вопросу сильно разделились. Более того, наблюдалось полное отсутствие знаний о "половом" размножении у низших растений, водорослей, Грибов, мхов и папоротников, а также какого-либо детального знакомства с процессами оплодотворения у цветковых растений. Все это должно было быть прояснено трудами многих выдающихся наблюдателей, прежде чем стало возможным сказать хотя бы то, что процесс оплодотворения в целом зависит от соединения двух клеток.

Мне нет необходимости обсуждать весь этот длительный процесс научного развития, и я коснулся его только потому, что хотел подчеркнуть, что концепция процесса оплодотворения долгое время была совершенно ошибочной и приобрела ясность только в последнее время.

Спаривание, как это наблюдается у высших животных, долгое время рассматривалось как существенная часть процесса, и в отношении него предполагалось таинственное влияние, пробуждающее жизнь; и даже когда было понято, что не совокупление, а союз двух живых единиц, который всегда вызывался таким образом, - союз мужской и женской зародышевых клеток — был сущностью "оплодотворения", это все еще рассматривалось как процесс пробуждения жизни, и путь к истинному пониманию фактов, таким образом, снова был заблокирован.

Простейшая форма полового размножения у многоклеточных животных обнаруживается, среди прочего, у вольвоцин, тех зеленых сферических пресноводных клеточных колоний, которые мы уже изучали в связи с размножением бесполовыми зародышевыми клетками. Среди них есть правило, согласно которому после долгого ряда поколений, производящих только "бесполое" зародышевые клетки, возникают колонии, в которых каждая зародышевая клетка больше не способна развивать новую колонию самостоятельно, но может сделать это только после того, как она объединится с другой зародышевой клеткой.

Итак, как мы видели, существуют вольвоцинии, у которых не установлена дифференцировка клеток на клетки тела (сомы) и клетки, отвечающие за размножение, и поэтому все клетки одинаковы. У них, как, например, у рода *Pandorina* (рис. 62, стр. 257), когда должно произойти половое размножение, вся колония распадается на шестнадцать клеток; они вырываются из студенистого матрикса, в который они были до сих пор заключены, плавают в воде с помощью двух своих жгутиков, встречаются другие подобные свободно плавающие клетки и конъюгируют с ними. Две плавающие клетки сближаются друг с другом, втягивают свои жгутики, вследствие этого опускаются на землю и полностью сливаются как с телом клетки, так и с ядром. Они принимают сферическую форму, теряют глазное пятно, становятся окруженными жесткой клеточной оболочкой или кистой и, таким образом, остаются в течение более длительного или более короткого времени в виде так называемых "зигот" или стойких спор. Затем они развиваются путем повторного клеточного деления в одну из шестнадцатиклеточных колоний *Pandorina*, с которыми мы уже знакомы; она вырывается из капсулы и снова свободно плавает в воде.

Следовательно, здесь так называемое половое размножение зависит от слияния двух клеток, похожих по внешнему виду, и когда это явление было впервые известно, оно рассматривалось как нечто совершенно отличное от соответствующего размножения у других многоклеточных организмов. Но теперь мы знаем, что довольно близкие родственники Volvocineae, принадлежащие к роду *Volvox* и к другим родам, которые проявляют дифференцировку на клетки тела и репродуктивные клетки, могут размножаться половым путем посредством двух *различных* видов зародышевых клеток; и мы также узнали от Гебеля и других, что даже такие роды, как *Pandorina*, которые состоят только из одного вида клеток, все же могут производить мужские и женские репродуктивные клетки, существенно отличающиеся друг от друга по форме. У *Eudorina*, например, студенистой сферы, содержащей шестнадцать или тридцать две отдельные клетки, бесполое размножение происходит точно так же, как у *Pandorina*, то есть каждая из этих клеток делится четыре или пять раз в быстрой последовательности и, таким образом, образует новую колонию, которая затем размножается; но когда приходит время для полового размножения, колонии ведут себя по-другому, поскольку некоторые становятся женскими, а некоторые мужскими. У первых клетки остаются такими, какими они были раньше, но в мужских колониях шестнадцать или тридцать две клетки подвергаются своеобразному процессу деления, который заканчивается тем, что каждая из них превращается в массу (16-32) так называемых "зооспермий", то есть мелких, узких, вытянутых в продольном

направлении клеток с двумя жгутиками (рис. 63 на *D* показаны клетки *Volvox*).). У *Eudorina* они отличаются от женских половых клеток или яйцеклеток внешне по форме и размеру, а также гораздо более активной подвижностью, и они содержат зеленое, а затем желтое окрашивающее вещество и красное глазное пятно. Здесь мы впервые среди многоклеточных организмов обнаруживаем дифференцировку мужских и женских половых клеток; и мы узнаем из этого, что сущность оплодотворения заключается не в этой дифференцировке, поскольку она может отсутствовать, но что это различие женских и мужских клеток имеет лишь второстепенное значение. Исходя из того факта, что яйцеклетки крупнее и менее активны, а "сперматозоиды", или зооспермальные растения, мельче и живее, мы уже можем предвидеть то, что будет установлено более определенно по мере расширения наших знаний о фактах, — что дифференцировка в соответствии с принципом разделения труда произошла даже в зародышевых клетках, и что первым результатом этого является то, что встреча клеток, предназначенных для конъюгации, становится более легкой и определенной. Гораздо более мелкие и стройные зоосеменные плавают в воде группами, пока не вступают в контакт с женской колонией; затем они отделяются друг от друга, проникают в мягкое желе женской колонии и "оплодотворяют" яйцеклетку, то есть каждая мужская клетка сливается с женской и образует "долговечную спору", в точности как у *Pandorina*.

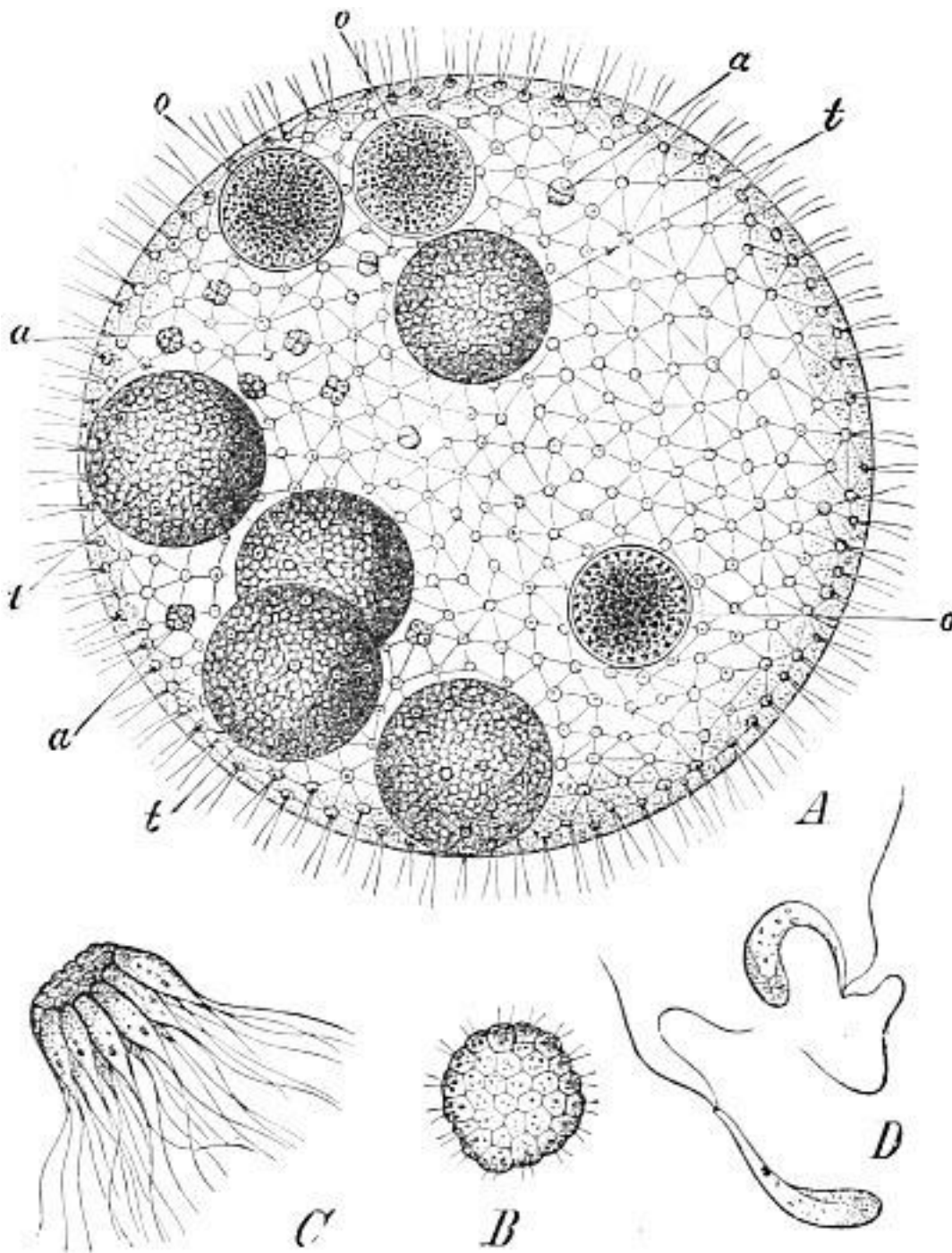


Рис. 63. Золотистый вольвокс, по Кляйну и Шенку. А, помимо маленьких жгутиковых соматических клеток, в колонии есть пять крупных яйцеклеток (t), которые способны к партеногенетическому развитию, три недавно оплодотворенные яйцеклетки (o) и ряд мужских зародышевых клеток (a) в процессе размножения. Из каждого из них путем непрерывного деления возникает пучок сперматозоидов. В, пучок из тридцати двух сперматозоидов в процессе развития, виден сверху. С, то же самое, если смотреть сбоку. Увеличено в 687 раз. D отдельные сперматозоиды, увеличенные в 824 раза.

У *Volvox* ситуация аналогична таковой у *Eudorina*; здесь опять же, в дополнение к "бесполому" размножению через "Партеногонидии", которые по внешнему виду напоминают яйцеклетки (рис. 63, А, t), существуют также мужские и женские зародышевые клетки, которые обычно вырабатываются попеременно с первыми, но иногда одновременно, как показано на рис. 63. Яйцеклетки крупные и не имеют жгутиков, сперматозоиды лежат вместе группами, и после

того, как они созреют (*D*), они свободно плавают в воде, а затем переносятся в другую колонию, где каждая соединяется с яйцеклеткой. Следовательно, разница между двумя видами клеток состоит в гораздо большем количестве, гораздо меньшем размере и большей активности мужских клеток и в меньшем количестве, но гораздо большем размере женских клеток — дифференциация в соответствии с принципом разделения труда, зависящая от того факта, что два вида клеток должны достигать друг друга и, тем не менее, должны содержать определенную массу живой протоплазмы. В то время как небольшой размер, но большое количество мужских клеток в сочетании с их подвижностью дает им преимущество в поиске женских клеток и внедрении в них, большой размер последних, с другой стороны, компенсирует потерю массы, от которой в противном случае пострадала бы оплодотворенная яйцеклетка из-за уменьшения размеров мужской клетки. Это различие в размерах может быть значительно усилено; так, например, у одного из бурых морских раков длина сперматозоидов составляет всего 5 микромиллиметров, в то время как яйцеклетки имеют сферическую форму и диаметр 80-100 микромиллиметров, следовательно, содержат массу в 30-60 000 раз большую (Мебиус). На рис. 64 показана яйцеклетка этого вида, окруженная сперматозоидами

В ходе эволюции видов этот контраст между женскими и мужскими зародышевыми клетками становился все более и более заметным, однако не всегда в одном и том же направлении, а в том или ином в зависимости от условий оплодотворения. Было бы ошибочно предполагать, что с более высокой дифференцировкой организма в целом дифференцировка зародышевых клеток становилась все более сложной. Напротив, мы находим даже у водорослей, как показывает случай с *фукусом*, заметное различие между половыми клетками, которое скорее уменьшается, чем увеличивается у многих высших растений. Природа и степень диморфизма половых клеток зависят не от более или менее сложной структуры самого организма, а от особых условий, которые возникают в каждом конкретном случае как при соединении двух видов половых клеток, так и при последующем развитии продукта этого соединения, "оплодотворенной яйцеклетки".

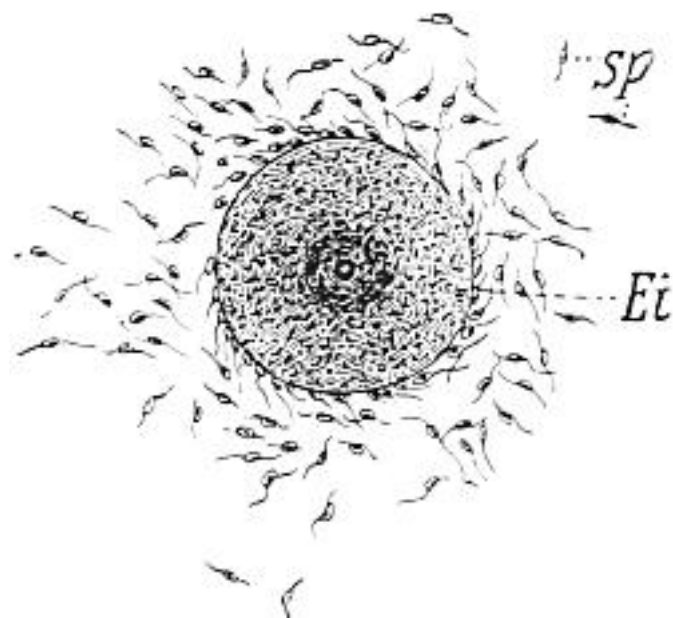


Рис. 64. *Fucus platycarpus*, бурый морской волк. *Ei*, яйцеклетка, окруженная скоплением сперматозоидов (*sp*). В честь Шенка.

Таким образом, получается, что мужские особи, или "сперматозоиды", низших растений, низших животных и, опять же, высших животных схожи по структуре. У всех этих организмов

мужские зародышевые клетки обладают миниатюрностью, формой и активностью так называемых "зооспермий" или "сперматозоидов", то есть они представляют собой нитевидные, очень мелкие тельца, которые быстро продвигаются вперед в воде или другой жидкости волнообразными движениями и проникают в яйцеклетку аналогичными стремительными движениями, когда им посчастливилось достичь своей цели. На переднем конце они обладают более или менее заметным утолщением, так называемой "головкой", в которой находится ядро, а за ней следует "хвост", нитевидная структура, состоящая из цитоплазмы, которая вызывает волнообразные движения, сравнимые со жгутиками инфузорий и вольвоцин. Таким образом, весь сперматозоид представляет собой специализированную "жгутиковидную клетку".

Когда эти "зооспермы" были признаны "оплодотворяющими элементами" у высших животных и когда были обнаружены "нити спермы" не только у всех млекопитающих и птиц, рептилий, амфибий и рыб, но даже у многих "беспозвоночных", был сделан вывод, что функция оплодотворения может выполняться этим живым подвижным веществом; ибо до восьмидесятилетия девятнадцатого века многие все еще рассматривали оплодотворение как "пробуждение жизни" в яйцеклетке. Поскольку жизнь зависит от движения, по правде говоря, от бесконечно тонких молекулярных движений, из которых перемещение всей зародышевой клетки с места на место является лишь видимым результатом, оплодотворение было изображено, с помощью не очень понятного процесса рассуждений, как пробуждение жизни в яйцеклетке, которая сама по себе неспособна к дальнейшей жизни, через передачу ей движения с помощью зоосперма. Некоторые исследователи даже дошли до того, что стали рассматривать яйцеклетку как "мертвый органический материал".

Я упоминаю об этом в данный момент, хотя пока и не предлагаю углубляться в значение конъюгации половых клеток. Но только что упомянутая точка зрения настолько полностью опровергается даже внешней формой мужских половых клеток у многих групп растений и животных, что я не могу обсуждать эти различия в форме, не указав в то же время на выводы, которые они непосредственно предполагают.

Подавляющее большинство растений и животных демонстрируют зооспермальную форму мужских половых клеток, и это, очевидно, следует интерпретировать в свете того факта, что яйцеклетки, подлежащие оплодотворению, обычно находятся не в непосредственной близости от сперматозоидов, выделяемых мужским организмом, а на некотором расстоянии от них. У медуз и полипов как мужские, так и женские зародышевые клетки высвобождаются в воду, возможно, одновременно, но отделены друг от друга расстоянием в несколько футов или ярдов. Затем сперматозоиды плавают в поисках яйцеклеток, которые также свободно плавают в море, ведомые силой притяжения со стороны последних — притяжением, о природе которого мы ничего не знаем, хотя в случае некоторых яйцеклеток папоротника было установлено, что оно связано с секрецией яблочной кислоты (Pfeffer).

Такие же условия наблюдаются и у губок. Здесь, опять же, особи или группы являются либо самцами, либо самками; последние производят крупные нежные яйцеклетки, которые лежат внутри губки и там ожидают оплодотворяющих сперматозоидов; первые выделяют зрелые сперматозоиды в воду в таком изобилии, что тысячи и миллионы зоосперматозоидов разлетаются одновременно во всех направлениях; они ищут самку губки, проникают в ее систему каналов и таким образом в конечном итоге достигают яйцеклеток. Конечно, лишь очень немногие из них достигают своей цели; большее количество теряется в воде и становится добычей инфузорий, радиолярий или других низших животных. Тот факт, что огромные количества, таким образом, не достигают своей истинной цели, показывает нам, почему эти зооспермы должны производиться в таких количествах; это просто адаптация к

чрезвычайно высокому коэффициенту элиминации в этих клетках, точно так же, как количество детенышей, ежегодно производимых животным, или семян, производимых растением, регулируется естественным отбором в соответствии с коэффициентом элиминации конкретного вида. Чем многочисленнее потомство, которое каждый раз гибнет из-за неблагоприятных обстоятельств, врагов или недостатка пищи, тем более плодовитым должен быть вид. То же самое относится и к регулированию количества мужских половых клеток, которые должны вырабатываться особью; их должно быть так много, чтобы, несмотря на неизбежные огромные потери, в среднем количество зрелых яйцеклеток, необходимое для поддержания вида, всегда получало сперматозоиды.

Также с расточительностью зоосеменных растений связана их миниатюрность, поскольку чем больше зоосеменных растений может развиваться из данной массы органического вещества, тем они меньше. Размножение каждого вида ограничено определенными рамками из-за его размера и объема тела, и, таким образом, преимущество заключается в том, чтобы зоосеменные растения были как можно меньшего размера, когда вероятность того, что отдельный сперматозоид успешно достигнет яйцеклетки, очень мала. Во всех подобных случаях природа воздержалась от того, чтобы обременять мужскую зародышевую клетку заметным вкладом материала в результат конъюгации, то есть в основу нового организма; пассивная яйцеклетка содержит в себе почти все, что необходимо для формирования эмбриона. Оплодотворение яйцеклетки путем выброса сперматозоидов в воду происходит не только у низших животных, таких как губки, медузы, морские звезды, морские ежи и их родственники, но и у гораздо более высоких животных, таких как многие Рыбы и амфибии, и у них мужские клетки имеют форму подвижных нитей. Но сперматозоидная форма мужской клетки встречается не только у животных и растений, обитающих в воде, или у тех, которые, подобно мхам и многим сосудистым растениям, по крайней мере иногда покрыты тонким слоем дождя или росы, по которому зооспермы могут доплывать до яйцеклеток, это встречается также у очень большого числа животных, у которых сперматозоиды попадают непосредственно в тело самки, следовательно, у тех, у которых происходит совокупление.

Но даже там, где происходит совокупление, мы обнаруживаем, что в большинстве случаев, как, например, у позвоночных, моллюсков и насекомых, сохраняется зооспермальная форма. Причина этого, очевидно, двоякая: во-первых, во многих случаях сперматозоиды не достигают яйцеклетки напрямую в результате совокупления, но им, возможно, приходится проделывать долгий путь внутри тела самки, как у млекопитающих; или даже когда путь короток и надежен, яйцеклетка может быть заключена в прочную оболочку, через которую трудно проникнуть, и нитевидному зооспермию приходится сталкиваться с задачей пробурывания себе пути через эту оболочку или проскальзывания внутрь через крошечное отверстие, так называемый микропил. В любом случае было бы трудно представить форму сперматозоида, более приспособленную для выполнения этой задачи, чем форма нити с тонкой, заостренной головной частью и длинным подвижным хвостом, которая позволяет зоосперму закручивать себя подобно винту через узкое отверстие в оболочке яйцеклетки, независимо от того, присутствовало ли отверстие ранее или нет.

Таким образом, мы можем понять, почему, например, у насекомых мужские клетки всегда должны встречаться в форме зооспермальных растений, хотя в этом случае они достигают специального вместилища в женских репродуктивных органах, "семенного сосуда", и накапливаются в нем. Когда зрелая яйцеклетка, скользя вниз по яйцеводу, достигает места, где в нее открывается это вместилище, высвобождения нескольких сперматозоидов достаточно, чтобы оплодотворить ее с уверенностью, при условии, что они обладают

нитевидной формой, которая позволяет им проскользнуть внутрь через очень маленькое отверстие в оболочке яйцеклетки. Из уверенности, с которой яйцеклетка в этом случае должна быть найдена сперматозоидом, можно было бы заключить, что для производства последнего потребуется лишь небольшое количество, и все же даже здесь их количество очень велико, хотя и не такое огромное, как у морских ежей и других морских животных, которые просто позволяют сперматозоидам уйти в воду. Большое количество у насекомых связано с тем, что многие сперматозоиды могут не попасть в микропил; а также с тем, что у многих насекомых очень большое количество яйцеклеток должно быть оплодотворено последовательно. В течение жизни, длящейся три-четыре года, пчелиная матка откладывает много тысяч яиц, большинство из которых оплодотворены, причем из семенного сосуда, который был заполнен только один раз.

Существуют, однако, другие сперматозоиды нитевидной формы, которые вырабатываются не в таком огромном количестве, а в гораздо более умеренном количестве, возможно, в несколько сотен в яйчке. Так обстоит дело с мелкими ракообразными, известными как остракоды, все пресноводные виды которых обладают зоосеменными растениями, лишь умеренно многочисленными и довольно необычного размера.

Сравнительно небольшое количество объясняется уверенностью, с которой каждый из них достигает яйцеклетки, а большой размер может быть частично объяснен малым количеством, которого достаточно, и которое, следовательно, допускает, что мужская клетка также несет значительную часть материала для формирования эмбриона. Однако, вероятно, толщина и упругость оболочки яйцеклетки имеют к этому какое-то отношение, поскольку в ней нет отверстия для входа мужской клетки, и к моменту оплодотворения она полностью затвердевает. Пожалуй, нигде мы не можем увидеть более ясно, как в каждой мельчайшей детали структуры организма доминирует принцип адаптации, чем в механизмах оплодотворения, и особенно в тех, которые применяются у остракодов. Я прохожу мимо сложного аппарата для совокупления, поскольку мы еще не понимаем его полностью во всех деталях. Согласно моим собственным исследованиям и исследованиям моих бывших студентов, доктора Штульмана и доктора Шварца, существенным моментом, по-видимому, является то, что колоссально крупные зоосеменные, которые не проявляют никакой активности в организме самца, покидают его по одному, так сказать, гуськом. При совокуплении они выдавливаются поодиночке, один за другим, через очень тонкую трубку, а затем все так же поодиночке входят через репродуктивное отверстие самки в столь же тонкий канал со спиральными завитками, по которому в конечном итоге достигают вместительного грушевидного вместилища, "семенного сосуда" самки. Там они лежат длинной полосой, состоящей из нескольких сотен, и только сейчас достигают своей полной зрелости, сбрасывая внешнюю кутикулу — так сказать, линяют. Только когда они попадают в текучую среду, они демонстрируют силу волнообразного движения, сначала слабого, но постепенно более энергичного и неистового. И эти движения позволяют им проникать, как буравчики, в известковую яичную скорлупу. При нормальном течении случается, что, когда зрелая яйцеклетка откладывается из отверстия яйцевода, одно из гигантских зоосеменных растений в то же время или вскоре после этого покидает "семенной сосуд" самки по спиральному каналу и выходит наружу сразу за яйцеклеткой. Сам процесс проникновения пока не наблюдался, но зоосперм был замечен на несколько более поздней стадии, спирально свернувшимся внутри яйцеклетки.

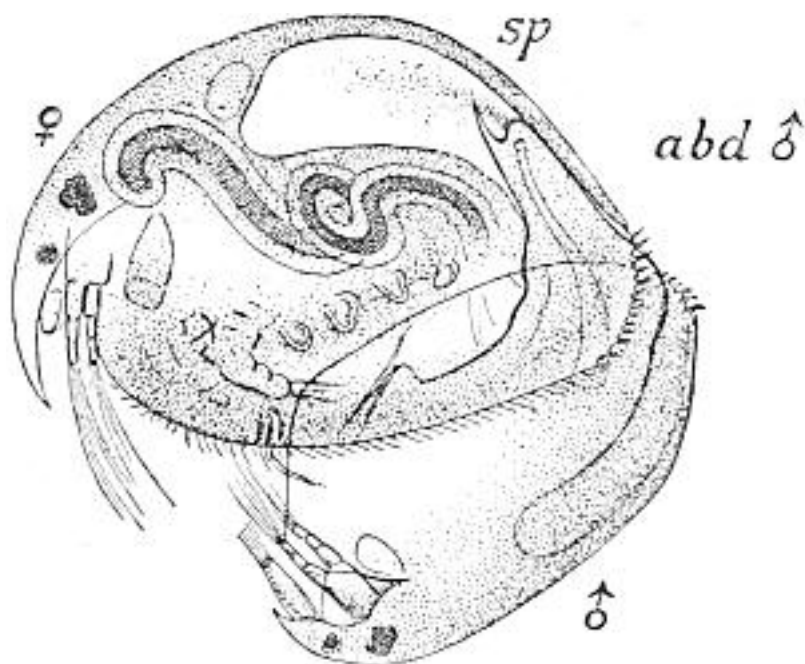


Рис. 65. Сополоупление у дафний (*Lyncæid*). Опоорожнение спермы (*sp*) в выводковую камеру самки (♀). *abd ♂*, брюшная полость самца. Увеличено в 100 раз.

У этих остракоид сперматозоиды часто видны невооруженным глазом, а у некоторых видов они в два раза длиннее животного; таким образом, это подчеркнуто гигантские клетки, которые могут развивать очень значительную буравящую способность.

В отношении различных приспособлений сперматозоидов к условиям оплодотворения едва ли найдется группа более интересная, чем водяные блохи или дафнии.

Удивительно, насколько сильно различается размер сперматозоидов у дафний, и как он обратно пропорционален их количеству, и как то и другое, очевидно, регулируется в зависимости от трудностей, которые стоят на пути каждого сперматозоида, прежде чем он сможет достичь яйцеклетки. У некоторых видов сперматозоиды очень большие, у других - чрезвычайно маленькие. У родов *Daphnia*, *Lynceusi* других сополоупление происходит так, как показано на рис. 65; сперматозоиды (*sp*) высвобождаются самцом во вместительную выводковую полость самки, которая в данный момент до некоторой степени закрыта брюшком самца, в действительности закрытым лишь частично на заднем конце и по бокам. Кажется неизбежным, что большая часть мужских элементов должна снова выйти наружу и быть потеряна из-за резких движений обоих животных. Соответственно, мы обнаруживаем, что сперматозоиды имеют длину всего около сотой доли миллиметра, круглую или палочковидную форму и во множестве опорожняются в выводковую полость. На рис. 66, *f*, *g* и *h* показаны такие клетки у разных видов, поскольку их количество в семенниках исчисляется многими тысячами. Но у всех видов, у которых выводковая полость *закрыта* и у которых, следовательно, не происходит такой серьезной потери сперматозоидов, элементы гораздо крупнее и в то же время менее многочисленны. Они наиболее крупные и наименее многочисленные у видов таких родов, как *Daphnella*, *Polyphemus* и *Bythotrephes*, у самцов которых есть копулятивный орган, так что возможность потери мужских клеток исключена. Таким образом, круглые, нежные и вязкие сперматозоиды *Bythotrephes* (рис. 66, *б*) имеют длину более десятой доли миллиметра, но развиваются в пропорционально меньшем количестве, так что в яичке никогда не обнаруживается более двадцати, а часто только шесть или восемь, в то время как при сополоуплении выбрасывается только от трех до пяти. Но поскольку одновременно оплодотворяются только две яйцеклетки и поскольку мужские

клетки экспрессируются в выводковой полости непосредственно на яйцеклетках, так что они немедленно прилипают к ним, этого небольшого количества вполне достаточно.

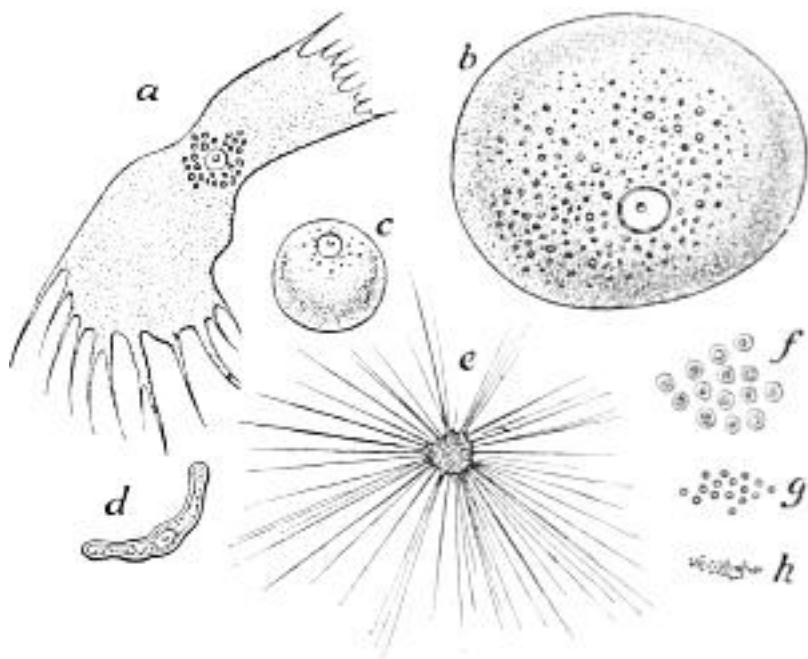


Рис. 66. Сперматозоиды различных дафний. *a*, *Sida*. *b*, *Bythotrephes*. *c*, *Дафнелла*. *d*, парадоксальная моина. *e*, прямая моина. *f*, *Eurycercus lamellatus*. *g*, *Alonella pygmaea*. *h*, *Peracantha truncata*. Все увеличено в 300 раз.

Примечательно, насколько различны иногда сперматозоиды у почти родственных видов дафний, как покажет беглый взгляд на рис. 66; и, с другой стороны, насколько схожими они могут быть у двух видов, принадлежащих к разным семействам, таких как *Bythotrephes longimanus* (*b*) и *Daphnella hyalina* (*c*). Последний факт может быть объяснен как адаптация к сходным условиям оплодотворения. Оба вида имеют эффективные копулятивные органы, и их крупные нежные сперматозоиды должны немедленно прилипать, когда они вступают в контакт с яйцеклеткой без оболочки, и проникать в нее с помощью амебоидных отростков. И наоборот, разница между сперматозоидами родственных видов, таких как *Sida crystallina* (*a*), *Moina rectirostris* (*e*) и *M. paradoxa* (*d*), связана с различной адаптацией к почти одинаковым условиям оплодотворения. У *Sida* (рис. 66 *a*) крупные плоские сперматозоиды с бахромчатыми концами и большой мягкой поверхностью легко прикрепляются к яйцеклеткам, и у *Moina rectirostris* то же самое достигается с помощью жестких расходящихся отростков, в то время как у близкородственного вида, *Moina paradoxa*, мужская клетка (*d*) напоминает австралийский бумеранг и вбивается подобно клину между яйцеклеткой и стенкой выводкового мешка.

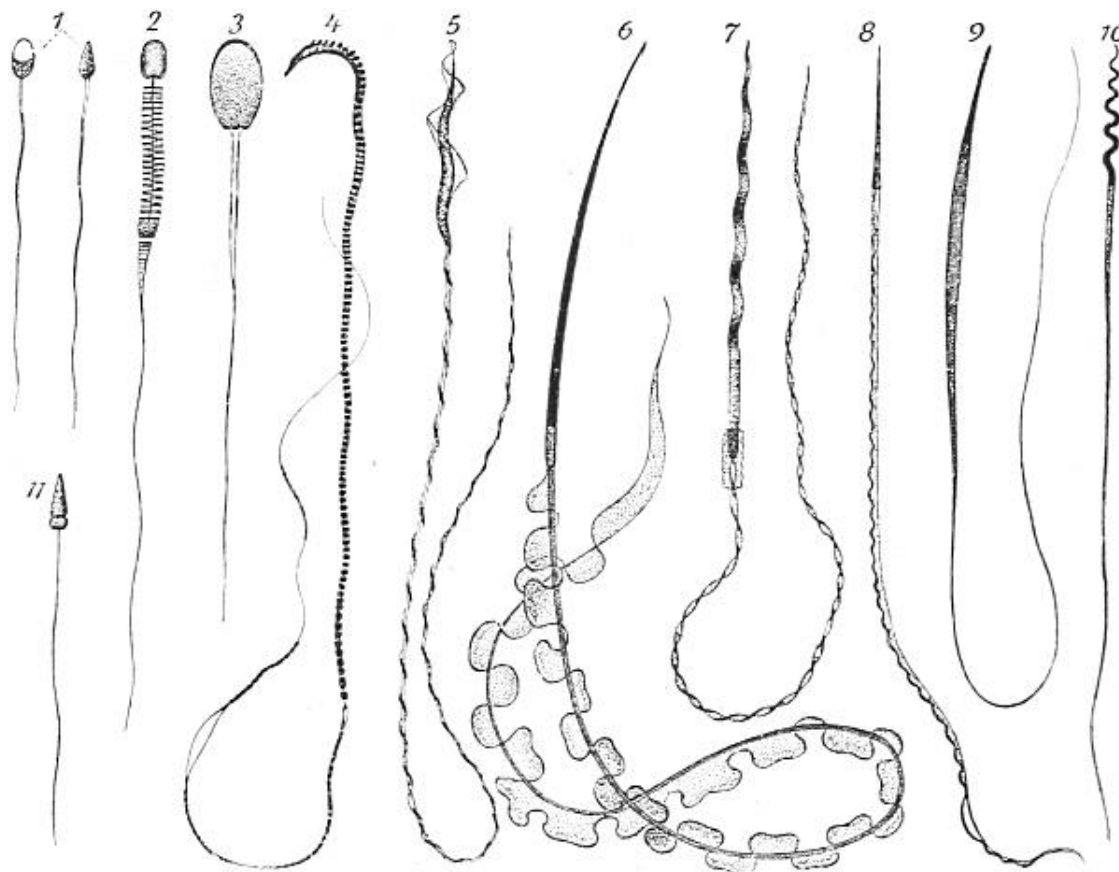


Рис. 67. Сперматозоиды различных животных по Балловицу, Келлиkerу и фому Рат. 1, человек. 2, летучая мышь (*Vesperugo*). 3, свинья. 4, крыса. 5, снегирь. 6, тритон. 7, скейт (*Раджа*). 8, жук. 9, сверчок-крот (*Gryllotalpa*). 10, пресноводная улитка (*Paludina*). 11, морской еж. Сильно увеличен.

На рис. 67 изображен небольшой набор мужских клеток животных, все из которых имеют форму сперматозоидных нитей или сперматозоидов, и все же они очень сильно отличаются друг от друга в деталях. Несомненно, было бы очень интересно проследить за этими мельчайшими приспособлениями сперматозоидов к условиям оплодотворения и продемонстрировать, что их размер и особенно форма у различных видов животных приспособлены к особому строению яйцеклетки, ее оболочки и микропилы, а также к легкости или трудности, с которыми это может быть достигнуто; но необходимо получить много информации, прежде чем мы сможем хотя бы предположить, например, почему сперматозоид саламандры такой невероятно длинный, крупный и заостренный на голове, в то время как у человека (рис. 67, 1) сравнительно короткий, с широкой плоской головой и недавно обнаруженной крохотной верхушкой; или почему у Человека и многих рыб (таких как *кобидис*) так много общего, и так далее. Однако со многих сторон мы приходим к выводу, что даже в мельчайших деталях ничто не бывает напрасным и что все зависит от адаптации.

В целом, даже особенности формы уже указывают на это; так, спирально свернутая структура головки, которая особенно хорошо развита у сперматозоидов птиц (рис. 67, 5), у конька (7) и пресноводной улитки (*Paludina*) (10), работает подобно штопору и позволяет сперматозоиду пробивать устойчивую оболочку яйцеклетки. Аналогичным образом, заостренная головка сперматозоида насекомого (рис. 67, 8 и 9), по-видимому, приспособлена для проскальзывания через крошечный предварительно сформированный микропил в твердой скорлупе яйца.

О детальном и сложном строении сперматозоидов мы узнали лишь недавно благодаря растущему совершенству микроскопа и технических методов исследования. На рис. 68 показан один после схематического рисунка Уилсона. Мы видим апикальную точку (*sp*) для проникновения в яйцеклетку, ядро (*n*), окруженное тонким слоем протоплазмы, которые вместе образуют головку, затем среднюю часть (*m*), которая содержит "центросому" (*c*) и "хвост" или "жгутик", который управляет движением целого и который сам по себе обладает сложной структурой с "осевой нитью" (*ax*) и обволакивающим слоем, последний часто вытягивается в спирально закрученную спираль. , волнистая перепонка чрезвычайно тонкой формы, что наиболее отчетливо видно у тритона (рис. 67, 6).



Рис. 68. Схема сперматозоида по Уилсону. *sp*, апикальная точка. *n*, ядро. *c*, центроспермия. *m*, средняя часть. *ax*, аксиальная нить накала. *e*, концевая нить накала накала.

Не только у дафний, но и у других групп ракообразных встречаются сперматозоиды совершенно своеобразной формы, как, например, у раков и их морских родственников, крабов и длиннохвостых десятиногих моллюсков. В этих случаях сперматозоиды имеют длинные и жесткие шиповидные отростки, которые, как и у сперматозоидов *Моины*, делают их клейкими и, согласно Брандесу, дают им возможность цепляться за щетинки на брюшке самки до тех пор, пока одна из многих яйцеклеток, покидающих яйцевод, не окажется в пределах досягаемости. Ибо у этих ракообразных нет настоящего совокупления, но массы сперматозоидов собраны вместе в пакетики со спермой, или "сперматофоры", и прикрепляются самцом возле отверстия яйцевода, где они лопаются и изливают свое содержимое между придатками самки.

Все эти замечательные и широко расходящиеся структуры и устройства зависят не от случая или фантастического проявления "формирующей силы", как привыкло выражаться предыдущее поколение; несомненно, все они без исключения являются приспособлениями к наиболее интимным условиям оплодотворения в каждом индивидуальном случае. Я придаю особое значение признанию этого, поскольку оно позволяет нам с уверенностью заключить, что даже вариации отдельной клетки, если они достаточно важны для вида, могут контролироваться естественным отбором. Очевидно, что адаптация половых клеток должна зависеть не от гистонального отбора, а только от индивидуального, поскольку для отдельных сперматозоидов безразлично, будет ли оплодотворение успешным или нет, в то время как для вида это ни в коем случае не безразлично. Организм умирает без потомства, если его сперматозоиды не оплодотворяются, и продолжение рода должно быть предоставлено тем из его братьев, которые произвели сперматозоиды, которые оплодотворяются с большей уверенностью; таким образом, отбираются не сами сперматозоиды, а отдельные организмы, и это в зависимости от качества производимых ими половых клеток.

В отличие от большого разнообразия форм, демонстрируемых сперматозоидами, дифференцировка яйцеклетки кажется очень однородной, по крайней мере, в том, что касается формы и активности. Основная форма - сферическая, но она подвержена множеству вариаций в плане удлинения или уплощения. У низших форм жизни, как, например, у губок, а также у полипов и медуз, яйцеклетки обладают, пока не достигнут зрелости, двигательной способностью одноклеточных организмов; они передвигаются по образцу эмбрионов, и действительно, как я показал много лет назад, это перемещение с места на место у многих полипов точно регулируется; таким образом, в определенное время они могут покинуть место, где они возникли, и могут, например, переползти из внешнего слоя клеток (эктодермы) животного во внутренний слой (эктодермальный слой). энтодерма), пробуравливая так называемую "поддерживающую пластинку", затем они могут ползти дальше по энтодерме и, наконец, возвращаться во вполне определенные и часто отдаленные участки эктодермы (*Эвдендрий*, [рис. 95](#)). У другого гидроидного полипа (*Corydendrium parasiticum*) зрелые яйцеклетки покидают свое прежнее положение в энтодерме и полностью выползают за пределы животного, которое их произвело, закрепляясь в определенном месте на его внешней поверхности, где они ожидают оплодотворяющих зоосеменных растений. Многие яйцеклетки могут совершать легкие амебоидные движения, но у большинства животных этого недостаточно для перемещения с места на место, и яйцеклетки спокойно остаются на том месте, где они были развиты, или пассивно перемещаются на другое. Случаи, подобные приведенному мною полипу, в которых яйцеклетка действительно встречается с мужским элементом, являются

совершенно исключительными, поскольку в целом яйцеклетка является пассивным, а сперматозоид - активным или исследующим элементом в процессе оплодотворения. Женской клетке поручено добывать и хранить материал, необходимый для формирования эмбриона, и ее особенности зависят главным образом от этого.

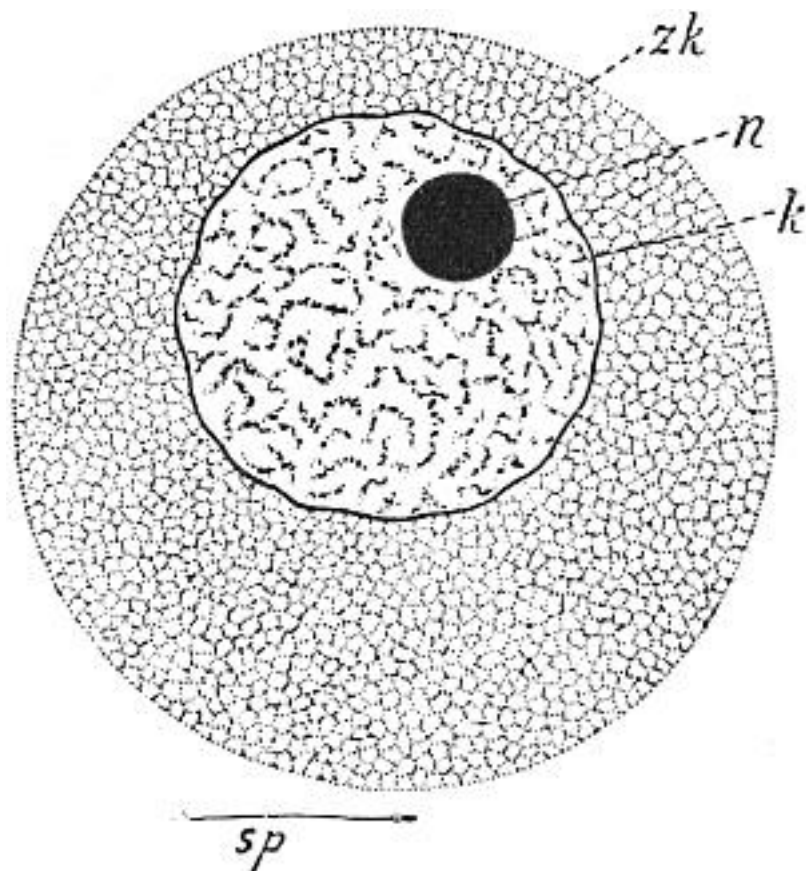


Рис. 69. Яйцеклетка морского ежа, *Toxopneustes lividus*, по Уилсону. *zk*, тело клетки. *k*, ядро или так называемый "зародышевый пузырь", *n*, ядрышко или так называемое "зародышевое пятно". Ниже показан сперматозоид того же животного с таким же увеличением (в 750 раз).

Верно, что у растений этот запасенный материал редко бывает значительным, и это потому, что яйцеклетка так часто остается даже после оплодотворения в живых тканях растения и оттуда снабжается, часто очень обильно, продуктами питания; и, более того, потому, что молодое растение, которое появляется из оплодотворенной яйцеклетки, может быть очень маленьким и простым, и все же способным немедленно добывать себе питание. Но из этого правила есть исключения; так, например, яйцеклетки бурых морских каракатиц, или *Fucaseae*, в двадцать раз крупнее обычных клеток водорослей (рис. 64) и содержат внутри себя некоторое количество пищевых веществ. В этом случае яйцеклетки высвобождаются в воду еще до оплодотворения, и питание эмбриона материнским растением исключается.

У этих Водорослей мы впервые встречаемся с особым органом, в котором зарождаются яйцеклетки. У животных это происходит гораздо чаще, и начиная с губок и выше, всегда есть вполне определенные части и ткани тела, которые одни способны развивать яйцеклетки, и обычно это четко очерченные органы особого строения - яичники. Аналогично, у самцов животных сперматозоиды возникают в особых местах и обычно в особых органах - сперматозоидах или семенниках.

Яйцеклетки животных часто состоят не только из простого клеточного тела, протоплазмы и ее ядра; они почти всегда содержат в клеточном теле так называемую "дейтоплазму", как Ван Бенеден справедливо назвал желточное вещество. Он состоит из жиров, углеводов или альбуминоидов, которые часто находятся в теле клетки в форме шариков, хлопьев или зерен - питательного материала, который часто окружен небольшим количеством живого вещества или формирующей протоплазмы. Без этих запасов желтка молодое животное не могло бы развиваться из яйцеклетки змеи или птицы, поскольку такие высокодифференцированные животные не могли бы образоваться из яйца микроскопических размеров, если бы оно оставалось без какого-либо запаса пищи извне в течение периода развития. Очевидно, что существует потребность в значительном количестве строительного материала, чтобы можно было развить все органы и части, состоящие из тысяч и миллионов клеток.

Таким образом, размер яйцеклетки животного происхождения существенно зависит от количества желтка, которое должно поступать в яйцеклетку, и это зависит в основном от того, продолжает ли яйцеклетка получать питание от матери во время развития молодого животного. Следовательно, как правило, отложенные яйца, окруженные и защищенные скорлупой, обычно намного крупнее яиц животных, которые проходят свой путь развития в теле матери. Наиболее известную иллюстрацию этого положения предлагают млекопитающие и птицы, животные одинаково высокой организации и сопоставимые по размерам тела. В то время как яйца птиц могут достигать 15 сантиметров в длину и весить 1½ килограмма, яйца большинства млекопитающих остаются микроскопически крошечными и едва превышают длину 0,3 миллиметра. Один и тот же принцип часто проиллюстрирован в пределах одной и той же небольшой группы животных и даже у одного и того же вида. Здесь, опять же, дафниды или водяные блохи могут служить примером.

Среди них есть два вида яиц, летние и зимние, из которых первые проходят свое развитие в молодое животное в выводковой полости на спине самки, в то время как другие выпускаются в воду и окружены твердой скорлупой. Летние яйца получают больше или меньше питания от матери за счет экстравазации питательных компонентов крови в полость расплода, и поэтому им требуется меньшее количество желтка, чем зимним яйцам, которые полностью полагаются на свои собственные ресурсы. Соответственно, мы обнаруживаем, что у всех дафний летние яйца, по крайней мере, немного меньше и содержат меньше желтка, чем зимние, как у рода *Daphnella* (рис. 70, A и B), в то время как у некоторых видов, например, у *Bythotrephes*, эта разница возрастает настолько, что летние яйца почти без желтка и поэтому очень мелкие (рис. 71, B). Причина этого заключается в том, что в данном случае выводковый мешок заполняется питательной жидкостью, богатой альбуминоидными веществами, так что эмбрион во время своего развития постоянно получает концентрированное питание. С зимними яйцами дело обстоит иначе, потому что они попадают в воду, и поэтому мы обнаруживаем, что они огромного размера и полностью наполнены желтком (рис. 71, A).

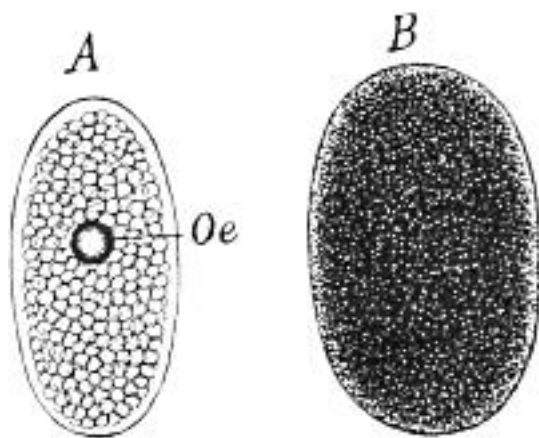


Рис. 70. Дафнелла. А, летнее яйцо. В, зимнее яйцо. Ое, "масляные шарики" летнего яйца.

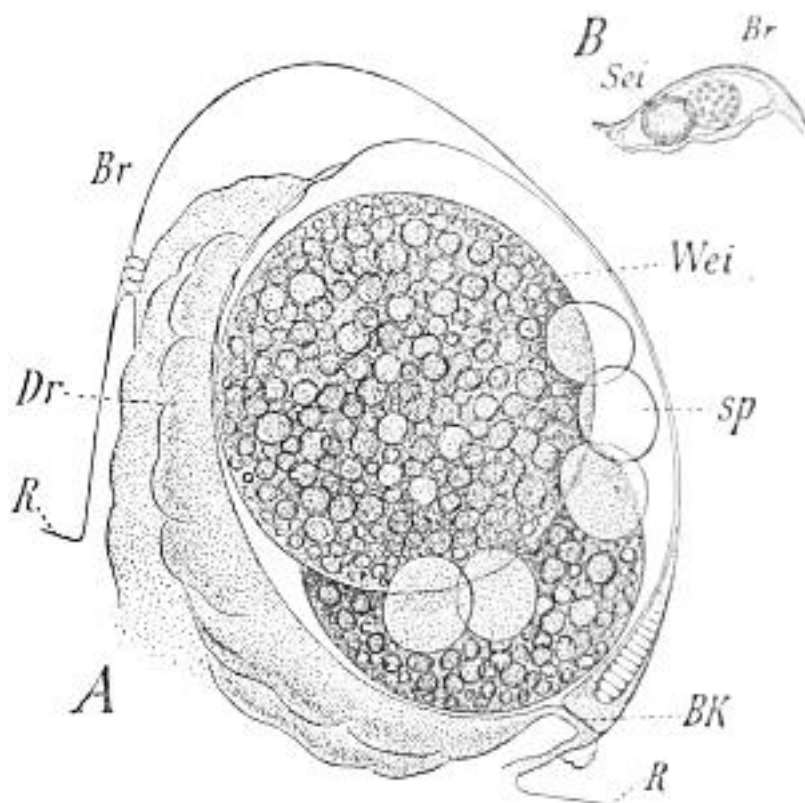


Рис. 71. *Thotrephes longimanus*. А, выводковый мешок (Br) самки, содержащий две зимние яйцеклетки (Wei), на которых лежат пять крупных сперматозоидов (sp). R, спинная поверхность животного. Dr, железистый слой, который выделяет вещество оболочки. BK, копулятивный канал. В, выводковый мешок (Br), содержащий две летние яйцеклетки (Sei). Оба рисунка при одинаковом увеличении (100).

В данном случае, как и во всех яйцах более простых форм, компоненты желтка представляют собой выделения клеточного тела яйцеклетки; но природа использует множество приспособлений, если можно так выразиться, чтобы довести массу яйца, и особенно желтка, до максимально достижимой точки. Таким образом, у многих отрядов ракообразных, например, у только что упомянутых водяных блох, есть особые клетки, питающие яйца, то есть молодые яйцеклетки, которые не отличаются от остальных ни по происхождению, ни по внешнему виду, только они не становятся зрелыми яйцами, а в определенное время перестают развиваться, а затем медленно распадаются, так что их вещество может быть поглощено в качестве пищи настоящей яйцеклеткой. Таким образом, происходит гораздо

больший и в то же время более быстрый рост, чем мог бы быть достигнут за счет питания только кровью. У дафний яичники состоят из групп по четыре клетки в каждой, только одна из которых становится яйцеклеткой (рис. 72, *Ei*), в то время как остальные три (1, 2 и 4) образуют питательные клетки, которые распадаются. Так происходит со всеми летними яйцеклетками; но в зимних яйцеклетках гораздо большее количество питательных клеток может участвовать в оснащении одной яйцеклетки, и у рода *Moina* это делают более сорока. Но здесь разница в размере между двумя видами яиц очень заметна: зимние яйца в два раза больше летних.

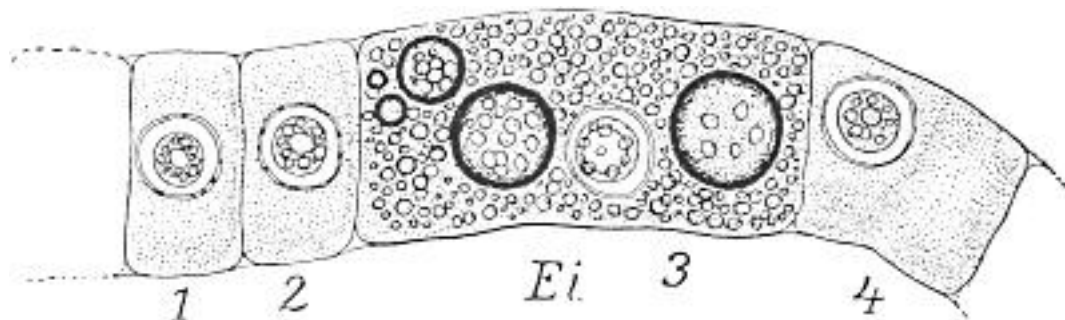


Рис. 72. *Sida crystallina*, Дафнида: фрагмент яичника, показывающий одну из групп из четырех клеток, из которых 1, 2 и 4 являются питательными клетками, и только 3 становится яйцеклеткой. Увеличено в 300 раз.

У многих насекомых также, например, у жуков и пчел, имеются аналогичные питательные клетки, но у этих форм другое устройство, которое одновременно служит для образования оболочки и снабжения яйцеклетки необходимым желточным веществом - яйцеклетка окружена плотным слоем эпителиальных клеток, так называемым "фолликулом". У млекопитающих и птиц также эти "фолликулярные клетки", безусловно, играют важную роль в питании яйцеклетки, хотя пока не совсем ясно, как они действуют — производят ли они внутри себя зерна белка, желток и другие питательные вещества и доставляют их к яйцеклетке посредством тонких излучающих процессов, или же они сами в конечном счете мигрируют в яйцеклетку и там распадаются. В любом случае стоит отметить, что все эти фолликулярные клетки у насекомых и позвоночных имеют то же происхождение, что и яйцеклетки, то есть они являются модифицированными зародышевыми клетками. Следовательно, дело обстоит, по существу, так же, как и с питательными клетками дафний; природа жертвует большим количеством зародышевых клеток, чтобы иметь возможность более обильно обеспечивать меньшинство. Таким образом, ей удастся, так сказать, поднять яйцеклетку выше самой себя и обеспечить средства для роста, которого, очевидно, нельзя было бы достичь с помощью обычного питания, поступающего с кровью.

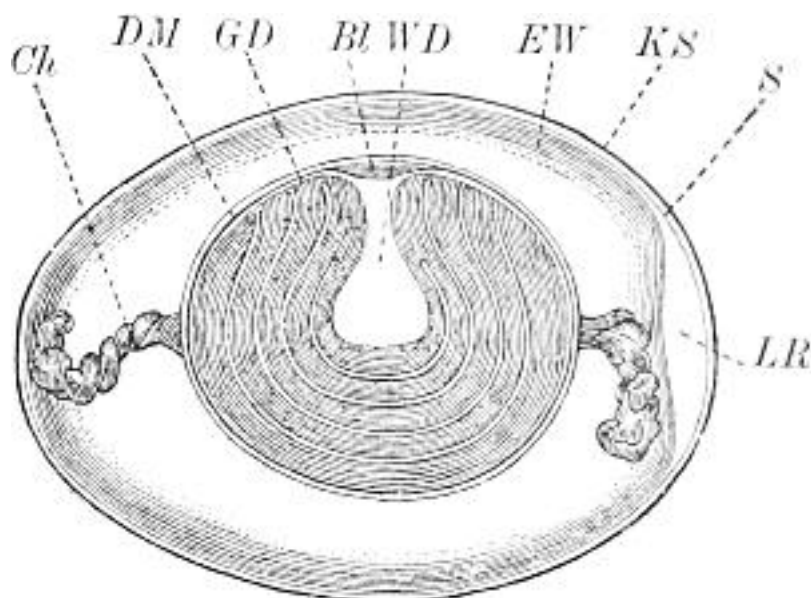


Рис. 73. Схематический продольный разрез куриного яйца до инкубации по Аллену Томсону. *Bl*, зародышевый диск. *GD*, желтый желток. *WD*, белый желток. *DM*, желточная оболочка. *ФУ*, белок. *Ch*, халаза. *S*, оболочка оболочки. *KS*, оболочка. *LR*, воздушная камера.

Теперь мы понимаем, почему яйца многих животных должны быть такого огромного размера и часто такой сложной структуры. Особенно примечательны в этом отношении птичьи яйца, и до недавнего времени оспаривалось, действительно ли они морфологически эквивалентны отдельной клетке. Но это, несомненно, так, и хотя только маленький тонкий зародышевый диск (рис. 73, *Bl*) с его ядром является активной частью этой клетки — собственно клеточного тела, — все же все остальное — огромная сфера желтка с его правильными слоями желтого (*GD*) и белого (*WD*) желтка, концентрические слои жидкого белка (*EW*) вокруг него, халаза (*Ch*) и, наконец, нежная оболочка скорлупы (*S*) и известковая оболочка (*KS*) — принадлежат этой ячейке и возникли в связи с ней (рис. 73).

ЛЕКЦИЯ XV

ПРОЦЕСС ОПЛОДОТВОРЕНИЯ

Деление клеток и ядер—Хроматин как материальная основа наследования—Роль centrosферы в механизме деления—Хромосомы—Оплодотворение яйцеклетки морского ежа по Хертвигу—Яйцеклетки аскариды по Ван Бенедену—Директивные деления, или выдавливание полярных телец—Сокращение числа хромосом вдвое—То же самое в сперматозоидах—деление, уменьшающее количество клеток в партеногенетических яйцах—У пчел—Исключительный и искусственный партеногенез—Роль сперматозоидов centrosфера при оплодотворении и партеногенезе.

Теперь, когда мы познакомились с двумя видами зародышевых клеток, от соединения которых зависит "половое размножение", мы можем перейти к более подробному обсуждению самого процесса оплодотворения. Но нам необходимо принимать во внимание процессы ядерного и клеточного деления, поскольку они постепенно были признаны и

поняты в течение последнего десятилетия. Может показаться странным, что процессы деления должны проливать свет на явно противоположные процессы объединения клеток, но это так, и никакое понимание последнего невозможно без знания первого.

Со времени открытия клетки и вплоть до шестидесятых годов процесс клеточного деления рассматривался как совершенно простой процесс, как простое сужение в середине клетки. Было замечено, что клетка в процессе деления (рис. 59, А) вытягивалась, что ее ядро также становилось длиннее, становилось тоньше в середине, принимало форму гантели, а затем постепенно сжималось, давая начало двум ядрам (В), после чего тело клетки также сжималось и образовывались две дочерние клетки (С). В некоторых изношенных или высокодифференцированных клетках, по-видимому, действительно происходит клеточное деление такого рода - так называемое "прямое" деление, — но в молодых клетках, да и во всех энергичных клетках, процесс, который выглядит простым, на самом деле чрезвычайно сложен. Структура ядра не только несравненно сложнее, чем считалось четверть века назад, но природа поместила внутри клетки особый и удивительно сложный аппарат, с помощью которого составные части ядра разделяются между двумя дочерними ядрами.

Долгое время все, что выделялось в клеточном ядре, - это ядерная мембрана и жидкое содержимое, в котором плавают одно или несколько ядерных телец или ядрышек. Но это ни в коем случае не исчерпывает того, что теперь можно распознать в структуре ядра, и наиболее важные составляющие даже не входят в их число, поскольку недавние исследования, особенно Геккера, показали, что ядрышко или нуклеоли, которым раньше склонны были придавать очень большое значение, следует рассматривать только как переходные образования, а не живые элементы — фактически, как простые скопления органического вещества — "побочных продуктов метаболизма", которые в определенное время, то есть непосредственно перед делением ядра, исчезают из ядерного пространства и израсходованы. . Теперь мы знаем, что в покоящейся клетке, то есть в клетке, которая не находится в процессе деления (рис. 74, А), очень тонкая сеть бледных нитей, часто очень трудноразличимых, заполняет всю ядерную полость, подобно паутине или тончайшим мыльным пузырькам, и что в этот так называемый ядерный каркас встроены гранулы округлой или угловатой формы (А, *chr*), которые состоят из вещества, глубоко окрашивающего такие пигменты, как кармин, гематоксилин, все остальные. анилиновые красители и др., и который поэтому получил название хроматина. Часто, вообще говоря, эти гранулы чрезвычайно малы, но иногда они больше, и в этом случае их меньше и их легче сделать видимыми; однако во всех случаях они в определенном смысле являются наиболее важной частью ядра, поскольку мы должны предположить, что именно их влияние определяет природу клетки, которая, так сказать, накладывает на нее специфический отпечаток и превращает молодую клетку в мышечную или нервную клетку, что даже дает зародышевой клетке способность производить путем непрерывного размножения посредством деления целый многоклеточный организм определенного типа. особая структура и определенная дифференциация, короче говоря, новая особь определенного вида, к которому принадлежат родители. Мы называем вещество, из которого состоят эти гранулы хроматина, именем, впервые введенным в науку Нагели, хотя только для обозначения постулируемого вещества, которое в то время не наблюдалось, но которое, как он предполагал, содержится внутри тела клетки, - *Идиоплазмой*, то есть живой субстанцией, определяющей индивидуальную природу (εἶδος = форма). Здесь я забегаю вперед и оставляю за собой более подробное объяснение до тех пор, пока не смогу постепенно свести воедино все факты, которые подтверждают только что изложенную мной концепцию "зерен хроматина" как "идиоплазмы", или, как мы также можем это назвать, "наследственной субстанции".

То, что этот хроматин должен быть чем-то совершенно особенным, мы видим из процессов клеточного и ядерного деления, которые я сейчас кратко опишу.

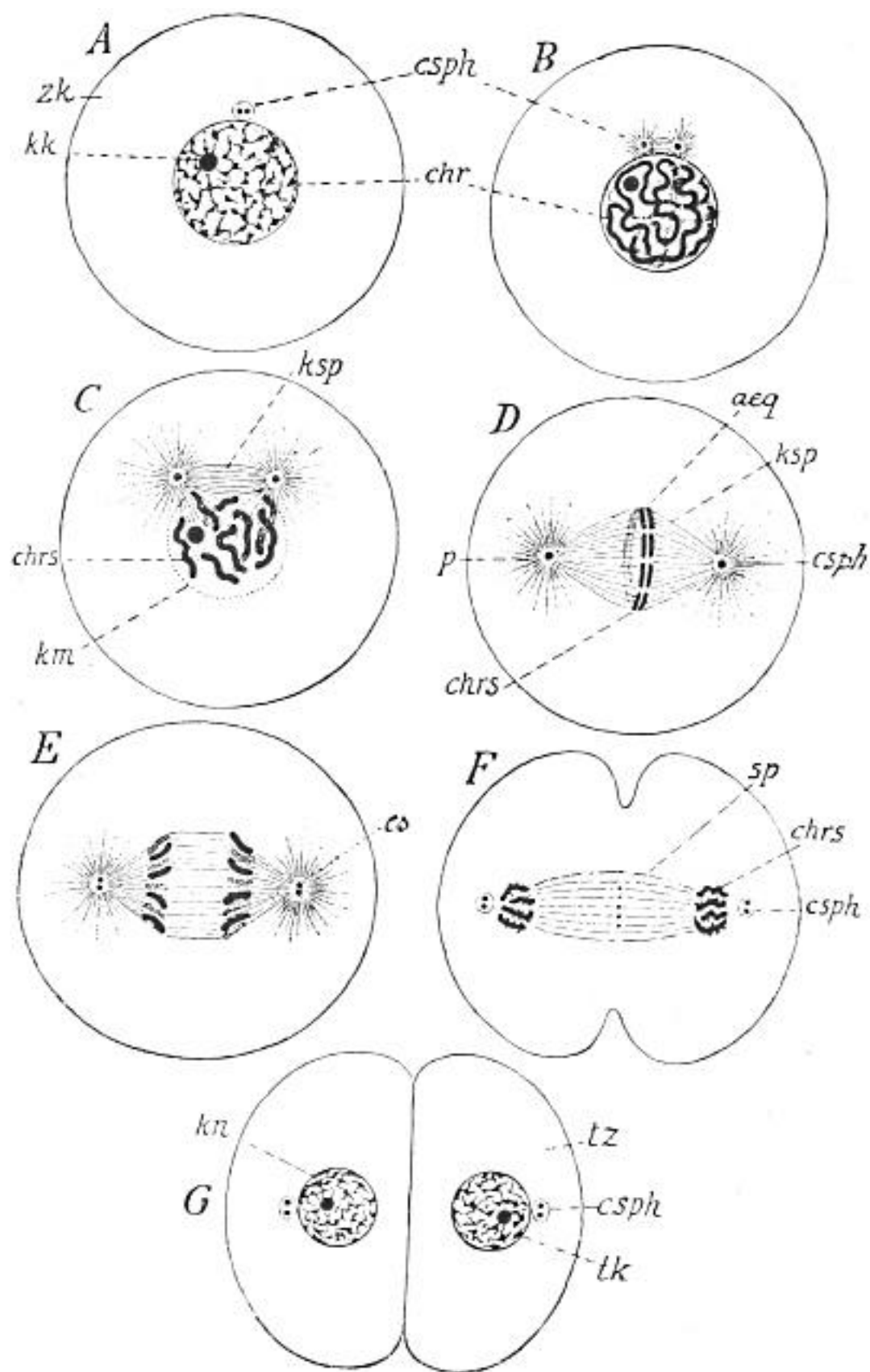


Рис. 74. Схема ядерного деления, адаптированная по Э. Б. Уилсону. *A*, resting cell with cell-substance (*zk*), centrosphere (*csph*) which contains two centrosomes, nucleolus (*kk*); and chromosomes (*chr*,), последние распределены в ядерной сети. *B*, хроматин соединен в свернутую нить; центросфера разделена на две части и испускает лучи, которые соединяют половинки. *C*, ядерное веретено (*ksp*) сформировано, лучи более сильно развиты, ядерная мембрана (*km*) в процессе растворения, нить хроматина разделена на восемь похожих частей (*chrs*), лучи прикрепляются к хромосомам. *D*, усовершенствованное ядерное веретено с двумя центросферами на полюсах (*csph*) и восемью хромосомами (*chrs*) на экваторе веретена, теперь все разделено в продольном направлении. *E*, дочерние хромосомы, расходящиеся друг от друга, но все еще соединенные нитями, центросомы (*cs*) уже удвоены для следующего деления. *F* дочерние хромосомы, полностью отделенные друг от друга, уже начинают давать отростки; клеточное вещество начинает сжиматься. *G*, завершение процесса деления: две дочерние клетки (*tz*) с аналогичным ядерным ретикулумом (*tk*) и центросферами (*csph*), как у *A*.

Когда клетка находится накануне деления, мы сначала наблюдаем, что зерна хроматина, которые до этого были разбросаны по сети ядра, сближаются друг с другом и выстраиваются в длинную тонкую нить, которая, нерегулярно переплетаясь, образует свободный моток, так называемую стадию намотки (рис. 74, *B*). Затем нить начинает утолщаться, и несколько позже можно увидеть, что она распалась на несколько кусочков одинаковой длины, как будто ее разрезали на равные части ножницами (*C*).

Эти фрагменты, или хромосомы, становятся короче, медленно сокращаясь, и, таким образом, каждая из них принимает форму угловой петли, прямого стержня или округлого, овального или сферического тела (рис. 74, *C*, *chrs*). Пока это происходит, мы можем видеть сбоку от ядра и вплотную к нему бледную фигуру в продольную полоску с выпуклостью, похожей на ручку, на обоих концах — так называемое ядерное веретено или центральное веретено (*ksp*). Это аппарат для деления ядра, и ранее он был представлен небольшим органом, чувствительным к определенным пятнам, — центросомой, которая была окружена ореолообразной зоной, центросферой или "сферой". На это тело долгое время не обращали внимания, но теперь большинство исследователей предполагают, что, хотя оно часто незаметно и его очень трудно сделать видимым, оно, тем не менее, присутствует в каждой клетке, способной к делению, и что поэтому оно является постоянным и незаменимым компонентом клетки (рис. 74, *A* и *B*, *csph*).

Когда клетка находится на грани деления, этот замечательный клеточный орган, который до сих пор казался не более чем незначительной, бледной, маленькой сферой, теперь становится активным. Прежде всего, часто перед образованием спирали хроматина она удваивается путем деления (*A* и *B* *csph*), сначала только в отношении центросомы, а затем и в отношении сферы (*B*); и пока происходит деление, тонкие протоплазматические нити отходят от делящейся сферы и, подобно солнечным лучам, проникают в клеточное вещество. Поскольку они сохраняют свою связь друг с другом только на поверхностях разделяющих половинок сферы, которые обращены друг к другу, мы могли бы почти сказать, что при разделении между двумя половинками протягиваются тонкие нити, которые становятся длиннее, чем дальше друг от друга расходятся половинки. Таким образом, возникает широко обсуждаемая "фигура веретена", которая была впервые описана в семидесятых годах в исследованиях А. Шнайдера, Ауэрбаха и Бютчли, но значение и происхождение которой потребовали трудов многих более поздних исследователей вплоть до наших дней.

Процессы, которые сейчас будут описаны, не всегда протекают в точности одинаково, но суть дела везде одна и та же, и она заключается в том, что два конца или "полюса" веретена

расходятся все дальше и дальше друг от друга, и между ними находится ядро, мембрана которого теперь исчезает (*C, км*), в то время как нити веретена проходят через его внутреннюю часть. Иногда мембрана сохраняется, но, тем не менее, нити веретена проникают внутрь ядра. Но хромосомы всегда довольно регулярно располагаются в "экваториальной плоскости" веретена (*D, aeq*) — процесс, точный механизм которого ни в коем случае не понятен ясно, и, действительно, игра сил во всем процессе ядерного деления все еще очень несовершенно раскрыта нашему разуму.

Таким образом, теперь перед нами бледная веретенообразная фигура, на которой видны лишь слабые пятна, с "солнцами" (*cs*) на ее "полюсах", а в ее экваториальной плоскости расположены петлевидные, или палочковидные, или сферические хромосомы (*chrs*). Целое обозначается как "кариокинетическое", "митотическое" или "фигура ядерного деления".

Смысл и важность этой, на первый взгляд, загадочной фигуры сразу станут ясны из того, что последует дальше. На этой стадии, если даже не задолго до этого, можно заметить, что каждая из хроматиновых палочек или петель расщепилась по всей своей длине, как бревно, и что расщепленные половинки начинают медленно и едва заметно отходить друг от друга, одна половина к одному, другая к другому полюсу веретена (*фиг. D и F*). Непосредственно перед центросомой они останавливаются, и теперь материал для двух дочерних ядер находится на своем месте (*F, chrs*). Они развиваются быстро, каждая группа хромосом окружает себя ядерной мембраной (*рис. G*), в пределах которого хромосомы постепенно снова трансформируются в ядерную сеть. Внутри самого вещества хроматина он рассеян в виде мелких округлых или угловатых гранул, расположенных особенно в точках пересечения сетки. Можно сразу заявить, хотя полное значение этого утверждения может быть оценено только позже, что мы можем с большой долей вероятности предположить, что это расщепление хромосом является только кажущимся, и что эти стержни или сферы действительно продолжают существовать в ядерной сети, только в другой форме, сильно растянутые, что-то вроде ризоподии, которая вытягивает тонкие отростки во всех направлениях. Эти отростки разветвляются и анастомозируют, так что тело, которое раньше казалось компактным, теперь выглядит как тонкая сеть. Фактически, можно непосредственно наблюдать, что хромосомы после того, как ядро полностью разделяется на два дочерних ядра, посылают заостренные отростки (*F и G*), которые постепенно увеличиваются в длину и разветвляются, в то время как тело самой хромосомы постепенно становится меньше. Таким образом, вероятно, что, когда такое дочернее ядро находится на грани нового деления, оно может путем сближения отростков или псевдоподий хромосом произвести те же стержни или сферы, что и те, которые ранее дали начало сети. Более определенные доводы в пользу такой интерпретации будут приведены позже. В любом случае хромосомы, даже в их компактном палочковидном состоянии, состоят из двух видов вещества: собственно хроматина, который окрашивается глубоко, и линина, который трудно окрашивается; и именно последний, распадаясь, образует бледную часть ядерной сети.

Таким образом, мы можем понять, что количество хромосом остается неизменным в каждом поколении клеток на протяжении всего развития, как оно одинаково у всех особей вида. Цифры известны для многих видов: у некоторых червей всего две или четыре хромосомы, в то время как у других родственных червей их восемь; у кузнечика их двенадцать, а у морского червя *сагитты* восемнадцать; у мыши, форели и лилии их двадцать четыре; у некоторых улиток тридцать две; у акул тридцать шесть, а у *Артемии*, небольшого ракообразного из соленой воды, 168 хромосом. У человека хромосомы настолько малы, что их нормальное количество неизвестно — было подсчитано шестнадцать. Этот подсчет может быть произведен только в процессе деления ядра, поскольку впоследствии хромосомы

неразличимо перетекают друг в друга или, скорее, расходятся только для того, чтобы вновь появиться в прежней форме и количестве всякий раз, когда ядро снова начинает делиться.

Остается сказать, что происходит с центросферой при делении клетки. Как только образование дочерних ядер было вызвано расхождением расщепленных половинок петель, фигура веретена начинает отступать назад, ее нити становятся бледными и постепенно исчезают, как и весь излучающий ореол центросферы (рис. F и G). Клеточное тело к этому времени также разделилось в экваториальной плоскости ядерного веретена, и центросома обычно остается в виде очень незаметного бледного тела, лежащего в цитоплазме близко к ядру, пробуждающегося к возобновленной активности, когда клеточное деление вот-вот возобновится (G, csph).

Таковы, вкратце, замечательные процессы ядерного деления. Конечный результат очевиден: вещество хроматина распределяется между дочерними ядрами с максимально возможной точностью.

Понять механизм этого разделения не так-то просто, и на этот счет существуют различные расходящиеся теории. Согласно более старой идее Ван Бенедена, волокна веретена работают как мышцы и, сокращаясь, подтягивают прикрепленные к ним половинки хромосом к полюсу, в то время как остальные волокна, расходящиеся от полярных тельцов, действуют как сопротивляющиеся и поддерживающие элементы. Эта точка зрения, однако, со многими модификациями, все еще имеет своих сторонников, и М. Хайденхайн, в частности, предпринял заметную попытку обосновать ее и детально проработать. Против этого выступают взгляды тех, кто, подобно О. Хертвиг, Бютчли, Геккер и другие рассматривают лучи не как специфические элементы, которые были предварительно сформированы в клетке, а как выражение ориентации определенных протоплазматических частиц — ориентации, вызываемой силами, которые находятся внутри центральных корпускул и действуют подобно магнитным или электрическим силам. То, что центральные тельца являются центрами притяжения, мне кажется, вряд ли подлежит сомнению, и я не могу рассматривать правильное расположение хромосом в экваториальной плоскости веретена как результат простого прилипания к сократительным нитям. Здесь, должно быть, действуют какие-то все еще неизвестные силы — хемотаксические или какие-то другие. Позже мы изучим феномен миграции ядра сперматозоида в яйцеклетку, когда это сопровождается появлением его центрального тела и ореола лучей. Геккер, как мне кажется, прав, делая вывод только из этого явления, что внезапное возникновение лучей обусловлено силами, находящимися в центральной корпускуле. Но, несомненно, даже это "динамическое" объяснение кариокинеза все еще находится только на стадии гипотезы и рассуждений по аналогии и далеко от определенного знания действующих сил.

Для проблем, которые нас здесь в основном интересуют, проблем наследственности, достаточно знать, что клетки многоклеточных организмов обладают чрезвычайно сложным аппаратом для деления, главное значение которого заключается в том факте, что благодаря ему хроматиновые единицы ядра делятся на точно равные части и так отделены друг от друга, что одна половина образует одно дочернее ядро, другая половина — другое. Дело не только в том, что происходит точное разделение всего хроматина в массе, что могло бы быть осуществлено гораздо проще, но и в том, что существует *регулируемое распределение различных качеств хроматина*, как мы увидим позже.

Здесь следует подчеркнуть, что расщепление хромосом зависит не от внешних сил, а от внутренних, участвующих в их организации, и от определенных притяжений и отталкиваний составляющих их частиц, которые возникают в процессе роста. Хромосомы расщепляются

не подобно стволу, который разрубили топором, а скорее подобно дереву, разламываемому на части морозом, то есть замерзанием воды внутри себя. Я считаю очень важным, чтобы мы признали это, даже если мы еще не знаем, какие силы контролируют этот случай, потому что это приводит нас к выводу, что структура хромосом чрезвычайно сложна, что они, так сказать, представляют собой мир сам по себе, что они обладают бесконечно сложной и тонкой, хотя и невидимой организацией, в которой внутренние химико-физические силы производят регулируемую последовательность изменений, которые мы наблюдаем. Впоследствии мы увидим, что к тому же выводу нас подводят с другой стороны, а именно с феномена наследования. Тогда мы поймем, что хромосомы в форме стержня или петли не могут быть простыми элементами, а состоят из линейных рядов из 10, 20 или более шаровидных одиночных хромосом, каждая из которых представляет определенный вид хроматина или наследственного вещества. Если мы внимательно рассмотрим это, то увидим, что вряд ли было бы возможно придумать способ ядерного деления, который бы так точно и надежно выполнял задачу доставки этих многих видов хроматина к двум дочерним ядрам в тех же пропорциях, как это делает механизм распределения, фактически созданный природой. Продольное расщепление стержней делит хромосомы пополам, а веретенообразный аппарат обеспечивает правильное распределение половинок между двумя дочерними ядрами.

По крайней мере, несомненно то, что такой сложный механизм "митотического" деления не возник бы, если бы не очень точное деление вещества, *имеющего наивысшую важность*, и в этом заключении содержится первый намек на интерпретацию вещества хроматина как носителя наследственных качеств.

Теперь мы знакомы с клеточным ядром и аппаратом для его деления и, таким образом, полностью готовы приступить к изучению феномена "оплодотворения". Здесь процессы также существенно зависят от поведения клеточных ядер, поскольку даже первые наблюдения О. Хертвига за поведением сперматозоида после его проникновения в яйцеклетку привели к предположению, что существенным фактом является объединение двух ядер; а многочисленные последующие, все более и более глубокие исследования предоставили множество доказательств того, что так называемое "оплодотворение" *по сути является ядерным синтезом*.

Начнем с наблюдений О. Хертвига над яйцеклеткой морского ежа. Яйцеклетки этого животного, извлеченные из яичника самки, могут быть легко оплодотворены искусственным путем путем обливания их семенной жидкостью, взятой у самца и разбавленной морской водой. До того, как это будет сделано, в яйцеклетке можно будет наблюдать только одно ядро, но вскоре после этого внутри яйцеклетки можно будет увидеть две ядроподобные структуры неодинакового размера, причем меньшая из них окружена кольцом лучей. Хертвиг правильно интерпретировал это меньшее ядро как измененные остатки проникающего сперматозоида, который затем медленно приближается к ядру яйцеклетки и в конечном итоге сливается с ним, образуя "сегментационное ядро". Отсюда начинается так называемая "сегментация" яйцеклетки, то есть серия повторяющихся делений, приводящих к образованию упорядоченной массы клеток, из которых путем непрерывного деления клеток формируется эмбрион.

Каким бы простым ни казался этот процесс ядерного сопряжения, распознать его было отнюдь не так просто, и некоторые исследователи, особенно Ауэрбах, Шнайдер и Бютчли, наблюдали стадии процесса в более ранние сроки, не придя к истинной интерпретации явлений. Это произошло главным образом из-за того факта, что в дополнение к явлениям собственно оплодотворения, которые мы вкратце обрисовали, в созревающей яйцеклетке

происходят другие ядерные изменения, и их не очень легко отличить от первых; мы имеем в виду явления так называемого "созревания яйцеклетки". Когда яйцеклетка достигает своего полного размера в яичнике, она еще не способна к оплодотворению, но сначала должна пройти два процесса деления, правильному пониманию которых во многом способствовали исследования Хертвига, а затем и Фолля. .

Долгое время было известно, что маленькие преломляющие частицы выделяются из одного полюса яйцеклетки незадолго до начала эмбрионального развития. Их называли "полярными телами", потому что считалось, что они обозначают место, которое впоследствии пересечет первая плоскость деления; в то время было известно только, что они должны быть вытеснены из яйца, но никто не имел ни малейшего представления об их истинной природе.

Теперь мы знаем, что это клетки и что их происхождение зависит от дважды повторяющегося деления яйцеклетки; но это очень неравномерное деление, поскольку эти "направляющие клетки" или "полярные тельца" всегда намного меньше яйцеклетки и действительно обычно настолько малы, что легко понять, почему их клеточная природа так долго игнорировалась. И все же у них всегда есть клеточное тело, и у многих яйцеклеток, например у некоторых морских голожаберных, оно довольно значительно; и у них также всегда есть ядро, которое, несмотря на малость клеточного тела, во всех случаях точно такого же размера, как сестринское ядро, остающееся в яйцеклетке после деления, - факта, который сам по себе достаточен, чтобы указать, что здесь мы имеем дело по существу с перестройками и изменениями в ядре яйцеклетки.

Задолго до того, как полярные или директивные деления были признаны делениями яйцеклетки, было известно, что ядро яйцеклетки исчезает, как только последнее достигает своего полного размера внутри яичника. Было также известно, что это ядро — большой так называемый "зародышевый пузырь", лежащий в середине яйцеклетки, — покинуло свое центральное положение и переместилось на верхнюю поверхность яйцеклетки, где становилось все бледнее и в конечном итоге совсем исчезло из поля зрения наблюдателя. Многие считали, что она распалась и что "ядро сегментации", которое впоследствии становится очевидным, является новым образованием. Правда заключается в том, что зародышевый пузырь в момент своего исчезновения превращается в фигуру деления, которая невидима без помощи искусственного окрашивания. Ядерная мембрана разрушается; центросома яйцеклетки, которая, хотя и едва видна, ранее находилась рядом с зародышевым пузырьком, делится на две центросомы и их центросферы, и теперь они образуют "митотическую фигуру", удаляясь друг от друга и испуская свои протоплазматические лучи. Это ядерное веретено вскоре располагается под прямым углом к поверхности яйцеклетки, которая в то же время выгибается в виде выпуклости, и вскоре образуются два дочерних ядра, одно из которых находится внутри выпуклости (рис. 75, A, *Rk1*). Вскоре она отделяется от яйцеклетки, окруженная небольшим количеством клеточного вещества. Другое дочернее ядро остается внутри яйцеклетки, но ни одно из них не остается в состоянии покоя; оба снова превращаются в веретено и снова делятся; крошечное первое "полярное тело" разделяется на два "вторичных полярных тела" вдвое меньшего размера (*B*, *Rk1*), в то время как ядерное веретено внутри яйцеклетки вызывает второе деление яйцеклетки (*B*, *Rk2*), неравными продуктами которого являются вторая полярная клетка и зрелая яйцеклетка, то есть яйцеклетка, готовая к оплодотворению. Теперь процесс завершен; яйцеклетка, потерявшая очень мало плазматического материала из-за "полярных тел" и не ставшая заметно меньше, теперь имеет ядро (*B*, *Eik*), которое стало значительно меньше в результате двух быстро последовательных делений и, как мы увидим позже, также

претерпело внутренние изменения. В этом состоянии он "созрел", то есть готов вступить в конъюгацию с ядром мужской клетки, и мы уже признали это важным элементом в процессе оплодотворения.

Эти процессы "созревания яйцеклетки" являются общими для всех яйцеклеток животных, требующих оплодотворения, и они протекают почти одинаково, за исключением того, что во многих случаях второго деления первого полярного тела не происходит, так что всего образуется только два полярных тела. Все эти процессы не имеют прямого отношения к оплодотворению, но только благодаря им яйцеклетка становится способной к оплодотворению. Это не мешает сперматозоиду предварительно проникнуть в яйцеклетку, поскольку обычно именно так и происходит (рис. 75, А, *sp*); там он ожидает, пока не завершится второе "директивное деление" яйцеклетки, используя это время для трансформации, необходимой для сопряжения двух ядер. Только у нескольких видов, например у морского ежа, яйцеклетка завершает свое полярное деление внутри яичника, следовательно, до того, как она вообще вступит в контакт со сперматозоидом.

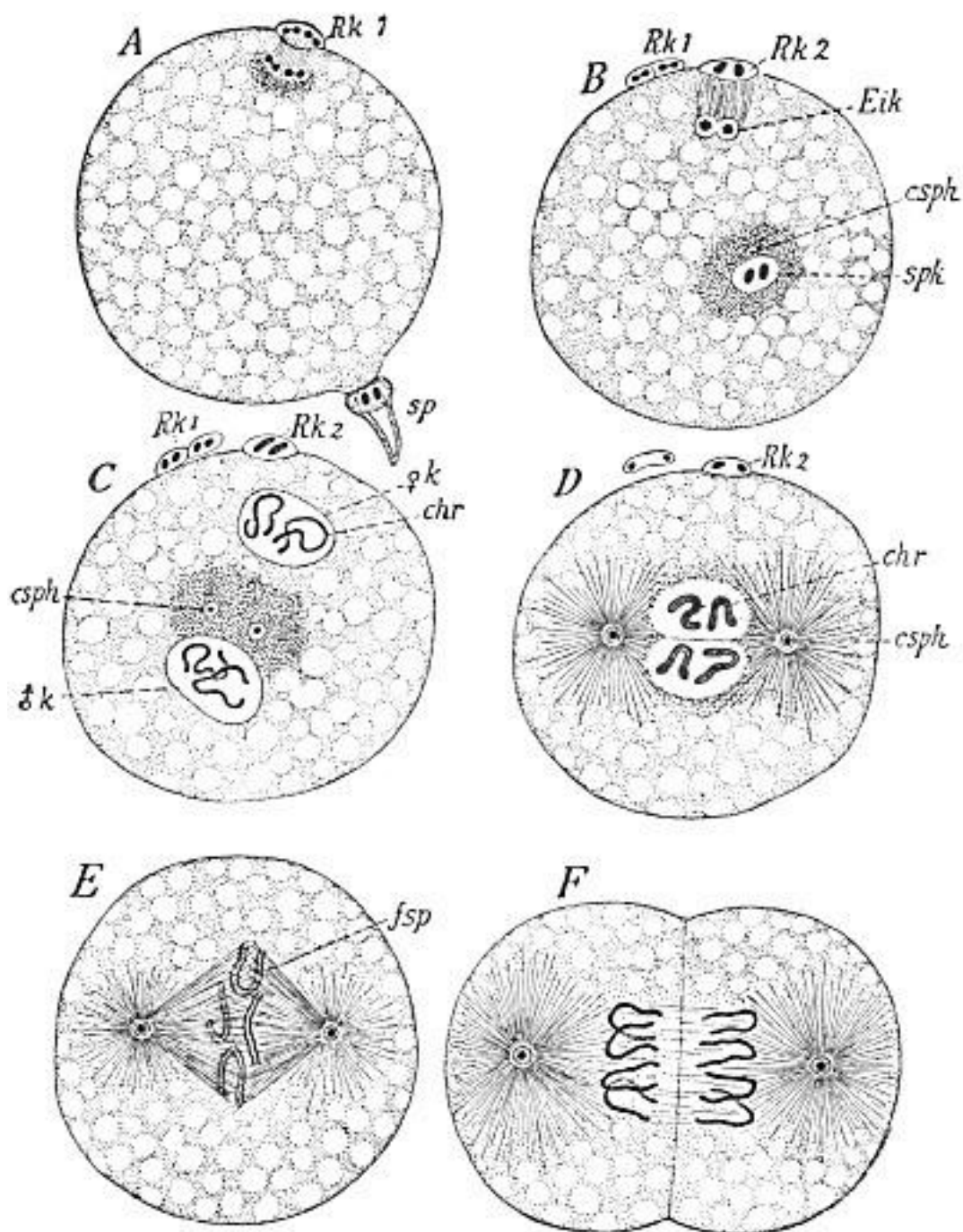


Рис. 75. Процесс оплодотворения у аскариды мегалоцефалы, лошадиного червя-нити, адаптированной у Бовери и Ван Бенедена. А, яйцеклетка в процессе первого направленного деления; *rk 1*, первое полярное тело; *sp*, сперматозоид с двумя хромосомами в ядре, прикрепляющийся к яйцеклетке и собирающийся проникнуть в нее; выступ яйцеклетки-протоплазма встречается с ней. В, второе директивное деление завершено; *Rk2*, второе полярное тело; *Eik*, уменьшенное ядро яйцеклетки. Первое полярное тельце (*Rk 1*) разделилось на две дочерние клетки, *spk*; ядро сперматозоида остается видимым с его двумя центросферами (*csph*). С, ядро сперматозоида (δk) и ядро яйцеклетки ($\text{♀}k$) выросли, каждое имеет две петлеобразные хромосомы; только у мужского ядра есть центросфера, которая уже разделилась на две (*csph*). D, два ядра расположены между полюсами ядерного веретена. E, четыре хромосомы разделились в продольном направлении; сформировалось веретено для первого деления яйцеклетки (веретено сегментации, *fsp*). F, расхождение дочерних хромосом к двум полюсам; деление яйцеклетки на первые две клетки расщепления или эмбриональные клетки.

Чтобы мы могли еще глубже проникнуть в процессы оплодотворения, мне кажется, лучшей иллюстрацией пока что является яйцеклетка лошадиного червя-нитевидки (*Ascaris megalocephala*), которая стала известной благодаря классическим наблюдениям Эда ван Бенедена. В этом случае объединяется множество благоприятных обстоятельств, которые делают суть процесса четко узнаваемой. Оплодотворение происходит внутри тела самки, в увеличенной части яйцевода, внутри которого у зрелой самки всегда находится некоторое количество замечательных сперматозоидов. Они примечательны тем, что представляют собой не нитевидные, а скорее сфероидальные ячейки, несущие, однако, небольшой выступ, нечто вроде заостренного рога (рис. 75, A, *sp*). Когда такой сперматозоид соприкасается с верхней поверхностью яйцеклетки, в месте прикосновения образуется припухлость, и сперматозоид прочно прикрепляется к ней и втягивается ею в яйцеклетку. Без сомнения, определенную роль в этом играют амебоидные движения самого сперматозоида, что наиболее отчетливо видно на примере крупных сперматозоидов многих дафний, которые мы уже обсуждали. В яйцеклетке нитевидного червя вскоре можно обнаружить весь сперматозоид с его ядром в веществе яйцеклетки, и затем он быстро изменяется. Его основное тело бледнеет все больше и больше, пока, наконец, не исчезнет совсем, в то время как ядро становится похожим на пузырек и вскоре достигает значительных размеров (рис. 75, B, *spk*). Между тем остаток зародышевого пузырька, оставшийся в яйцеклетке после второго директивного деления (B, *Eik*), превратился в большое везикулоподобное ядро (C, ♀ *k*), которое в яйцеклетке *аскарид*, так же как и в сперматозоидах, сначала содержит ядерную сеть с неправильными фрагментами хроматина. Позже они образуют спираль, как мы уже описывали, и, наконец, она распадается на две большие и относительно толстые угловые петли, или хромосомы (рис. 75, C и D, *chr*).

В то же время в пространстве между двумя ядрами формируется аппарат ядерного деления — так называемые мужские и женские "пронуклеусы" (♂ *k*, ♀ *k*)—two centrospheres (*csph*) become visible, at first lying close together, but afterwards moving apart (D,,), образуя полюса ядерного веретена, в экваториальной плоскости которого теперь расположены четыре хромосомы мужского и женского пронуклеусов. Ядерные мембраны исчезают, и два ядра теперь соединяются, образуя одно, ядро сегментации (D). Затем развивается делящееся веретено, которое приводит к первому эмбриональному клеточному делению (E) и, таким образом, к началу "сегментации" яйцеклетки; каждая из четырех петель хроматина расщепляется в продольном направлении, и каждая из разделенных половинок мигрирует, одна к одному, другая к другому дочернему ядру (F). Поскольку этот же метод распределения вещества хроматина повторяется при каждом последующем клеточном делении на протяжении всего эмбриогенеза и даже на протяжении всего развития, из этого следует, что результатом оплодотворения является то, что все клетки тела нового животного, развивающегося из яйцеклетки, содержат равное количество отцовского и материнского хроматина. Если мы правы, рассматривая вещество хроматина как наследственную субстанцию, то сразу становится очевидным, что это равное разделение имеет наиболее далеко идущее значение, поскольку оно показывает нам, что так называемый процесс оплодотворения представляет собой объединение равных количеств наследственной субстанции отцовского и материнского происхождения.

Процесс оплодотворения в настоящее время известен во всех деталях у огромного числа животных самых разнообразных групп; он везде одинаков в своих существенных чертах; всегда есть только один сперматозоид, который обычно вступает в конъюгацию с ядром яйцеклетки, и в каждом случае сперматозоид, каким бы крошечным он ни был вначале, образует ядро, почти или точно такое же по величине, как ядро яйцеклетки, и во всех случаях оно содержит то же число хромосом, что и ядро яйцеклетки. Особый интерес, однако,

представляет тот факт, что это число всегда вдвое меньше числа хромосом, представленных соматическими клетками конкретного рассматриваемого животного, и что уменьшение числа хромосом до половины нормального происходит как в мужских, так и в женских половых клетках в результате последних делений этих клеток, которые происходят до того, как они достигнут состояния зрелости. В яйцеклетке сокращение происходит в директивных отделах, на которые мы, следовательно, должны обратить наше внимание еще раз, с особым упором на количество хромосом.

Мы видели, что в полностью созревшей яйцеклетке яичника зародышевый пузырь поднимается на поверхность и там трансформируется в первое полярное веретено. Теперь это показывает, что в экваториальной плоскости количество хромосом, нормальных для данного вида, удваивается. Это дублирование происходит не непосредственно перед ядерным делением, а гораздо раньше в молодой материнской яйцеклетке; необычным является только изменение времени расщепления хромосом. Первое созревающее деление происходит, тем не менее, в соответствии с обычным планом ядерного деления; это, как я назвал это, "уравнительное деление", то есть оба дочерних ядра снова получают то же количество хромосом, с которого начиналась молодая материнская яйцеклетка, а именно, нормальное количество для данного вида. Таким образом, если бы у молодой материнской яйцеклетки было четыре хромосомы (рис. 76, A), это число удвоилось бы до восьми на ранней стадии (B), но первое созревающее деление дало бы каждому дочернему ядру по четыре (C и D). Во втором половозрелом делении дело обстоит иначе, поскольку здесь не происходит расщепления и дублирования числа хромосом, но существующее число, будучи распределенным между двумя дочерними ядрами, уменьшается до половины в каждом (E и F). По этой причине я назвал это "редуцирующим делением". Следовательно, в нашем примере яйцеклетка, как и второе полярное тело, будет содержать только две хромосомы (рис. 76, F).

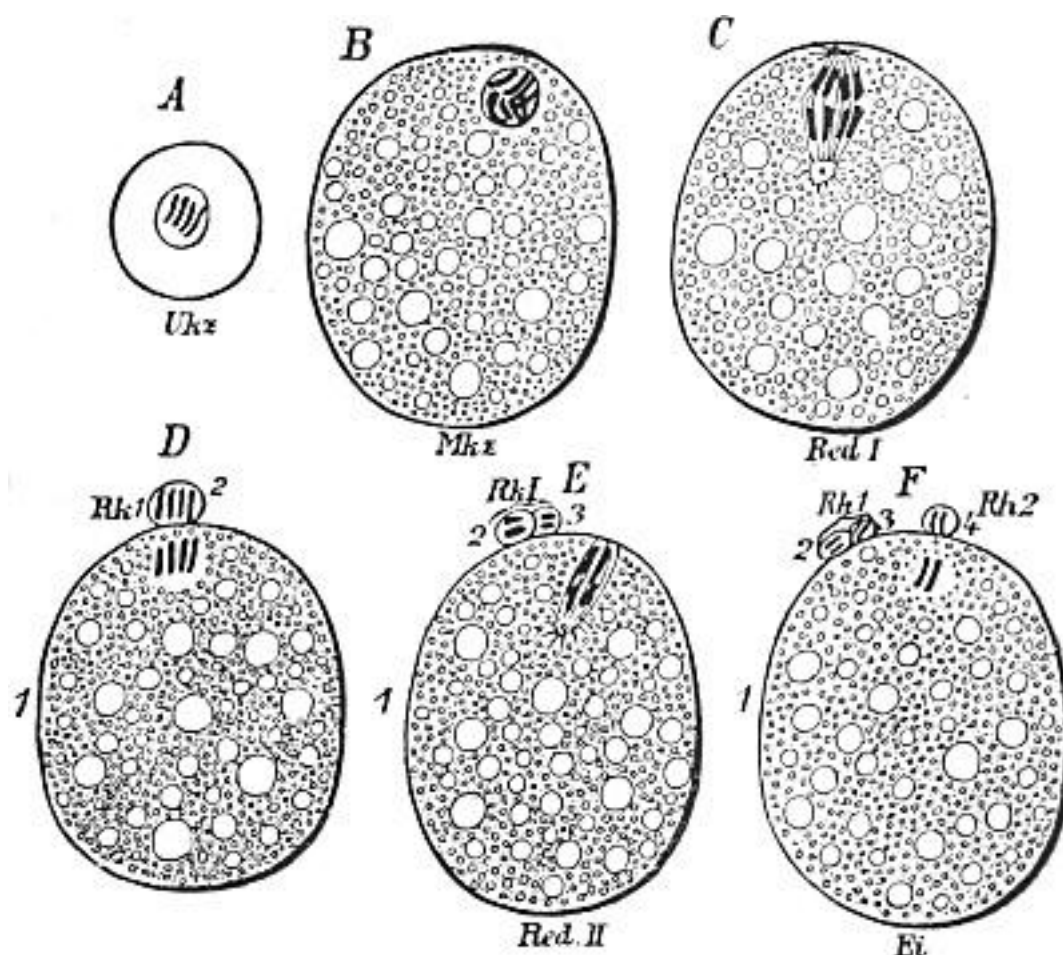


Рис. 76. Схема созревающих отделов яйцеклетки. А, примитивная зародышевая клетка. В, мать-яйцеклетка, которая выросла и удвоила количество своих хромосом. С, деление первого созревания. D, сразу после этого; *Rk1*, первая направляющая ячейка или полярное тело. E, второе веретено созревания сформировано; первое полярное тело разделилось на два (2 и 3); четыре хромосомы, оставшиеся в яйцеклетке, лежат во втором направляющем веретене. F, сразу после второго созревающего деления; 1 - зрелая яйцеклетка; 2, 3 и 4 - три полярные клетки, каждая из этих четырех клеток содержит две хромосомы.

Я не могу здесь вдаваться в подробности процесса, поскольку мы имеем дело с существенными, а не с изолированными и, так сказать, случайными деталями, но я должен подчеркнуть тот факт, что тот же процесс сокращения числа хромосом происходит таким или аналогичным образом во всех яйцеклетках животных и может быть продемонстрирован также у большинства основных групп растений. Независимо от того, как утверждают многие, сокращение не всегда сначала осуществляется "созревающими делениями", но в некоторых случаях происходит раньше в примитивной яйцеклетке[12], несомненно, что ядра, которые собираются вместе для "оплодотворения", содержат только половину нормального числа хромосом, и это верно не только для яйцеклетки, но и для ядра сперматозоида.

[12] Смотрите обсуждение этого пункта в главе xxii.

Рассуждая исходя из общих соображений, но особенно из теории, которая рассматривает хромосомы как носителей наследственной субстанции, я пришел к выводу, еще до того, как появились какие-либо полные знания о явлениях созревания яйцеклетки, что сокращение хромосом наполовину должно иметь место, и постулировал аналогичное "сокращающее деление" для сперматозоида, а затем и для растений, а также животных - фактически, для всех форм жизни, размножающихся половым путем. Два деления в сперматозоиде,

соответствующие полярным делениям яйцеклетки с их редукцией хромосом, были продемонстрированы Оскаром Хертвигом на примере лошадиного червя-нити (*Ascaris megalocephala*) — формы, которая оказалась очень важной по отношению ко всей теории оплодотворения. Верно, что в этом случае ход явлений редукции менее убедителен, чем в некоторых других формах, которые были исследованы совсем недавно, как, например, сверчок-крот и жуки. В этих случаях, во всяком случае, было продемонстрировано "редуцирующее деление" в сперматогенезе, вполне соответствующее делению яйцеклетки, и это доказательство имеет особую ценность благодаря тому факту, что развитие сперматозоида, как мы сейчас увидим, проливает совершенно новый свет на развитие яйцеклетки, и особенно на филетическое значение полярных телец.

Мы начали наше рассмотрение процессов редукции с взрослой яйцеклетки, но теперь давайте вернемся к самым ранним зачаткам яичника эмбриона, и мы обнаружим, что он состоит из единственной примитивной яйцеклетки, из которой в результате деления возникают все остальные яйцеклетки. Точно так же первый зародыш яичка или сперматозоида формируется примитивной клеткой-сперматозоидом, которая внешне не отличается от примитивной яйцеклетки. Теперь обе клетки размножаются делением в течение значительного времени, и в яичнике за этим следует период роста, в течение которого размножение прекращается, и каждая клетка значительно увеличивается в размерах и откладывает желток. Таким образом, каждая клетка в конечном итоге достигает состояния, с которого мы начали ранее, состояния взрослой *материнской яйцеклетки*.

Хотя примитивные сперматозоиды не демонстрируют такого выраженного роста, как яйцеклетки, у них также есть свой период роста, в течение которого прекращается размножение путем деления, и клетки увеличиваются только в размерах (рис. 77, А). Когда они достигли максимума роста, видно, что число хромосом удвоилось в результате продольного расщепления (как показано на диаграмме, рис. 77, В, с четырех до восьми). Из этого *материнского сперматозоида* теперь двумя быстрыми последовательными делениями (С-Е) возникают четыре сперматозоида, и происходит такое же сокращение числа хромосом до половины, как и при полярных делениях яйцеклетки. При первом делении к каждой дочерней клетке переходит по четыре хромосомы (D), при втором - по две (F). Единственное существенное различие между соответствующими процессами в яйцеклетке и сперматозоиде заключается в том факте, что деления так называемого "сперматоцита" или материнского сперматозоида одинаковы, так что возникают четыре внуки одинакового размера, в то время как в материнской яйцеклетке или "овоците" деления очень неравные. В первом случае результатом деления являются *четыре* клетки, способные к оплодотворению, во втором - *одна* клетка, способная к оплодотворению, и три крошечных "полярных клеток", которые не способны конъюгировать со сперматозоидом и дать начало новой особи.

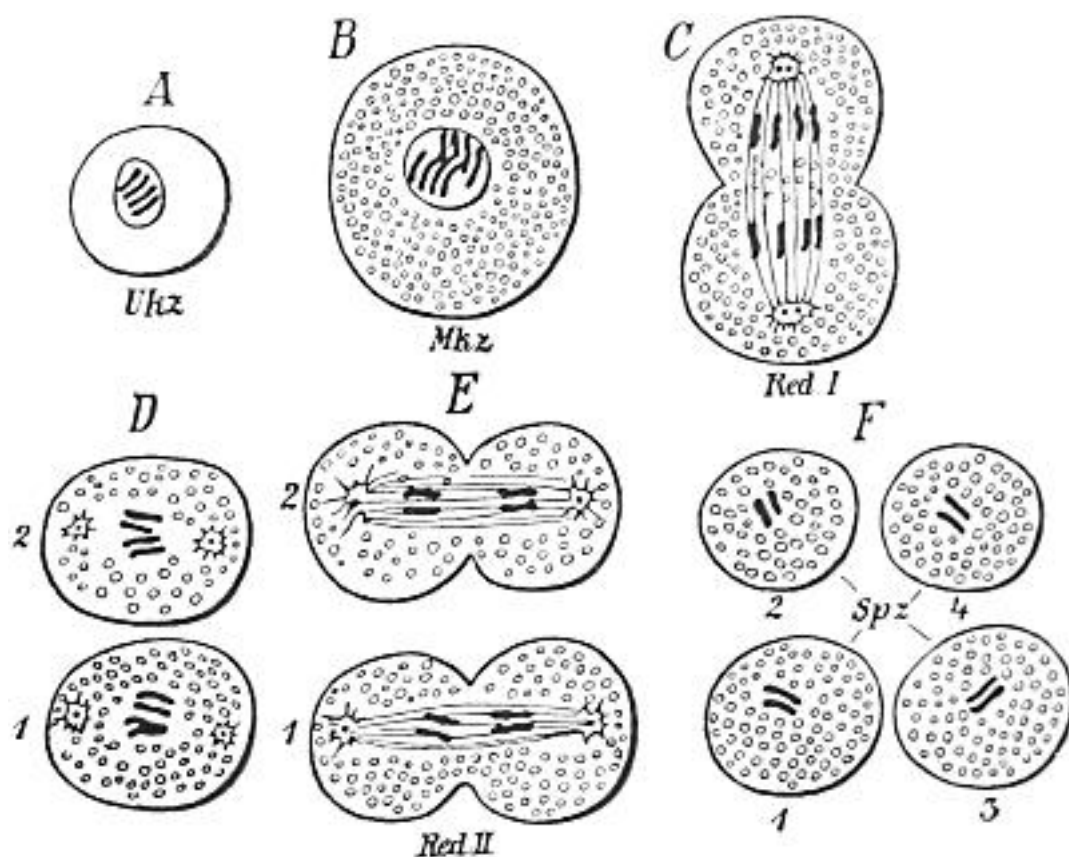


Рис. 77. Схема созревания-деления сперматозоида, адаптированная по О. Hertwig. А, примитивная клетка-сперматозоид. В, клетка-сперматозоид матери. С, деление первого созревания. D 1 и 2, две дочерние клетки. E, второе половое деление, в результате которого возникают четыре клетки F, каждая с половиной числа хромосом.

Таким образом, не может быть никаких сомнений в том, что полярные клетки, как давно предположили Марк и Бютчли, представляют собой abortивные яйцеклетки, то есть в отдаленный период эволюции животной жизни каждый из этих четырех потомков материнской яйцеклетки стал способной к развитию зародышевой клеткой. Нетрудно сделать вывод, что неравномерное деление, которое теперь приводит к недостаточному размеру у трех из этих потомков, продолжалось *параллельно* с постоянно увеличивающимся размером зрелой яйцеклетки, и имело свою причину в том факте, что прежде всего было важно сохранить в яйцеклетке как можно больше протоплазмы и желтка. Мы уже видели, что иногда требуется даже растворение ряда сестринских клеток яйцеклетки, чтобы яйцеклетка была окружена питательными фолликулярными клетками. Короче говоря, к яйцеклетке доставляется максимально возможное количество питания всеми мыслимыми способами, и таким образом стимулируется ее рост, которого не смогла бы достичь ни одна отдельная клетка, если бы она зависела от обычного питания, поступающего с кровью. И мы можем понять, что природа, выражаясь метафорически, не хотела разрушать свою собственную работу, окончательно распределив между четырьмя яйцеклетками все питательные вещества, которые ей удалось накопить всевозможными способами внутри материнской яйцеклетки.

Но можно спросить, почему все эти ненужные разделения сохранялись вплоть до сегодняшнего дня? Почему от них не отказались так давно, поскольку они могут привести и приводят только к образованию трех abortивных яйцеклеток, которые обречены на гибель? Являются ли они просто пережитками, процессами, которые сами по себе бессмысленны, но, так сказать, поддерживаются принципом инерции? Этот принцип, безусловно, действует

в некотором смысле и до некоторой степени даже в живой природе; процесс, который регулярно повторялся на протяжении долгого ряда поколений, не прекращается сразу, когда он перестает быть полезным для соответствующего организма. Глаза животных, переселившихся в неосвещенные глубины, не исчезают сразу и не оставляют следов; они дегенерируют очень постепенно и только в течение многих поколений; и, таким образом, было бы вполне возможно отстаивать позицию, согласно которой эти полярные или "созревающие подразделения" яйцеклетки являются чисто *филетическими воспоминаниями*, не имеющими действительного значения.

Но я не могу согласиться с этим мнением. Если бы это было действительно так, мы должны были бы ожидать, что образование полярных тел происходило бы не во всех случаях почти одинаковым образом, поскольку все рудиментарные части и процессы сильно различаются; мы должны были бы ожидать, что у многих групп животных полярные разделения не происходили бы или, возможно, что произошло бы только у половины их числа. Но это не так; во всех многоклеточных организмах, от низших до высших, происходят два редуцирующих деления, и всегда почти одинаковым образом, за исключением одной категории яйцеклеток, о которой мне сейчас придется говорить. Позже мы увидим, что даже у одноклеточных организмов могут наблюдаться аналогичные процессы.

Но также понятно, что это дважды повторяющееся деление материнской яйцеклетки необходимо, если сокращение числа хромосом до половины возможно только таким способом, поскольку *это сокращение необходимо*. Если бы каждая из двух конъюгирующих зародышевых клеток содержала полное нормальное количество хромосом, сегментирующее ядро содержало бы двойное число, и если бы это продолжалось, количество хромосом увеличивалось бы в арифметической пропорции от поколения к поколению и вскоре стало бы огромным. Даже если в остальном мы не были уверены, что эти хромосомы являются единицами постоянной природы, которые только по видимости распадаются в ядерной сети, но на самом деле сохраняются, факт редукции указывал бы в этом направлении. Ибо, если бы они не были постоянными структурами и не отличались друг от друга, и если бы их количество зависело исключительно от количества хроматина, содержащегося в ядре, уменьшение количества могло бы быть обеспечено, если бы хромосомы в растущей яйцеклетке и сперматозоидах увеличивались в размерах медленнее, чем клеточное тело и другие части клетки. Но из того факта, что сокращение происходит не таким простым способом, а в сперматозоидах и яйцеклетках, которые нуждаются в оплодотворении, только посредством клеточного деления и особого способа ядерного деления, мы можем заключить, что иначе и не может происходить, что хромосомы - это не просто агрегаты органического вещества, но органы, количество которых может быть уменьшено только путем удаления некоторых из них из клетки.

Это правда, что существуют яйцеклетки, в которых процесс редукции протекает не так, как мы описали, но исключения служат лишь подтверждением нашей точки зрения о снижении значимости полярных разделений и об их сохранении из-за необходимости редукции.

Еще в середине девятнадцатого века было известно, что у различных животных яйцеклетки развиваются без оплодотворения. Это размножение путем "партеногенеза" было впервые с уверенностью установлено немецким пчеловодом Дзирзоном в 1845 году, а затем научно подтверждено Рудольфом Лейкартом и К. Т. фон Зибольдом. Хотя партеногенез сначала наблюдался только у нескольких групп животного царства, у пчел и некоторых ночных чешуекрылых (Psychidae и Tineidae), с течением лет становилось все более и более очевидным, что это "первичное размножение" ни в коем случае не является редкой формой размножения, и что оно происходит регулярно и нормально во многих случаях, особенно у

очень разнообразных групп большого отряда членистоногих. Так, среди насекомых он обнаружен у некоторых мух-пилильщиков, желчных мух, мух-ихневмонов, у медоносной пчелы и у обыкновенных ос, и особенно широко распространен среди растительных вшей (тлей), таких как виноградная тля (*филлоксера*), чье паразитическое размножение за короткое время частично зависит от того факта, что все поколения, за исключением одного, состоят только из самок с партеногенетическим способом размножения.

Среди низших ракообразных партеногенез также играет большую роль, и у многих видов он даже является единственным способом размножения, но чаще — как это имеет место и среди насекомых — он происходит попеременно с двуполым размножением. Ибо партеногенез следует рассматривать не как бесполое размножение, а скорее как *однополое*, то есть возникающее у половозрелых особей (самок) и из половых клеток (настоящих яйцеклеток), но осуществляемое при участии особей только одного пола, женского. Эти партеногенетические яйцеклетки, так сказать, освобождаются от закона, который ранее считался непреложным, а именно, что все яйцеклетки без исключения нуждаются в оплодотворении, чтобы дать им возможность развиваться. То, что этот закон допускает множество исключений, теперь признано всеми; так, в небольшом семействе водяных блох (дафний) есть даже два вида яиц, летние и зимние, о которых мы уже упоминали, которые производятся одной и той же самкой, и все же первые виды развиваются без оплодотворения, в то время как вторые требуют оплодотворения, прежде чем они смогут развиваться.

Очевидно, было важно изучить положение дел в отношении сокращения делений в партеногенетических яйцеклетках, выяснить, образовались ли здесь также три или, при некоторых обстоятельствах, два полярных тела и уменьшило ли второе полярное деление число хромосом до половины. Если ранее выдвинутая теория о важности хроматина, и особенно о снижающем эффекте второго созревающего деления, верна, мы должны ожидать, что в партеногенетических яйцеклетках не хватает второго деления, поскольку в противном случае число хромосом сокращалось бы до половины в каждом поколении и, таким образом, постепенно исчезало бы или снижалось до одной.

Сосредоточив свое внимание на этой проблеме, мне удалось установить для дафниды, *Полифема*, что второго полярного деления не происходит и образуется только одно полярное тело. Блох-Манн обнаружил то же самое в партеногенетических яйцах растительных вшей или тлей, в которых, кроме того, яйца, требующие оплодотворения, демонстрируют, подобно зимним яйцам дафний, два полярных деления. Таким образом, было установлено, что по крайней мере те яйца тлей и дафний, которые являются полностью партеногенетическими, сохраняют полное число хромосом своего вида, как показано на диаграмме, [рис. 78](#). Когда партеногенез, установленный в полярных подразделениях, был ограничен одним, и то, что это могло произойти, дает нам основание сделать вывод *апостериори*, что это могло произойти и в случае яйцеклеток, которые требовали оплодотворения, если бы это было необходимо или даже просто безразлично. Полярные деления, таким образом, являются не просто "рудиментарными" процессами; они имеют непосредственное значение, и оно заключается в сокращении числа хромосом.

Но здесь я должен сделать оговорку; для партеногенетических яйцеклеток не всегда верно, что созревание происходит без второго полярного деления. Первое исключение наблюдалось у ракообразного из соленой воды, *Artemia salina*. В этом случае фактически выталкивается только одно полярное тело, и количество хромосом остается нормальным, как я смог продемонстрировать на небольшом количестве яйцеклеток, имеющихся в моем распоряжении; но согласно исследованиям Брауэра на более богатом материале,

оказывается, что, хотя второе полярное деление подавлено в большинстве яйцеклеток, и внешнее выталкивание второго полярного тела никогда не происходит, второе полярное деление, тем не менее, иногда имеет место. Два дочерних ядра, возникающих в результате этого деления, сразу же после этого снова соединяются, образуя единое ядро, и теперь оно функционирует как ядро сегментации. Конечно, он снова содержит полное число хромосом, а именно дважды $84=168$.

У *Артемии*, следовательно, адаптация яйцеклеток к партеногенетическому развитию еще не полностью установлена, и филетически, по-видимому, требуется полный отказ от второго полярного деления, поскольку, хотя деление все еще происходит, его эффект нейтрализуется сразу после этого.

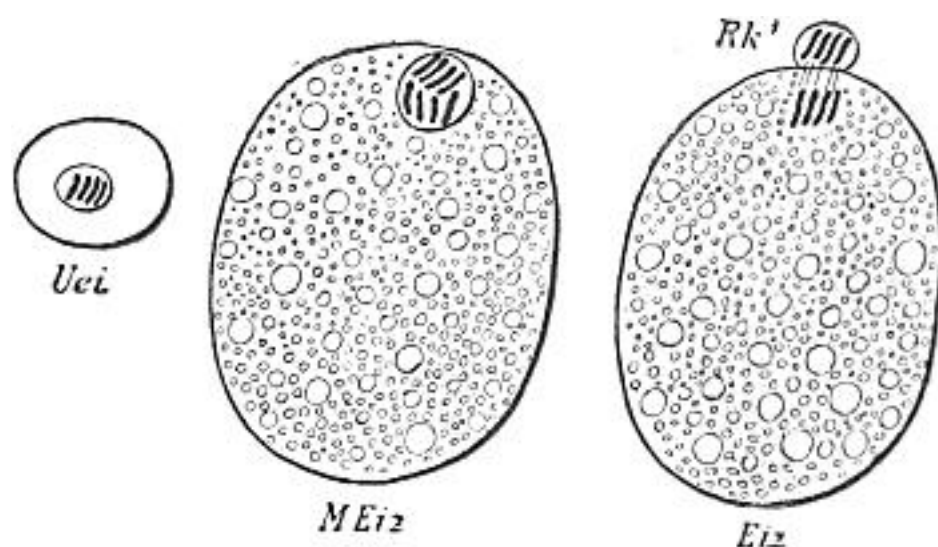


Рис. 78. Диаграмма созревания партеногенетической яйцеклетки. Было принято, что число хромосом, нормальных для данного вида, равно четырем. *Uei*, примитивная зародышевая клетка. *MEi2*, яйцеклетка матери, с вдвое большим количеством хромосом, чем обычно. *Ei2*, зрелая яйцеклетка после отделения первого и единственного полярного тельца. *Pk¹*.

Среди пчел положение дел опять же исключительное. Здесь самка, так называемая пчелиная матка, обладает вместительным сперматозоидным мешком, в котором сперматозоиды, полученные при совокуплении, остаются живыми в течение многих лет, и оплодотворение яйцеклетки осуществляется обычным способом из этого мешка, в то время как яйцеклетка из яичника проходит по яйцеводу. Пчелиная матка обладает способностью выпускать некоторые сперматозоиды из сосуда или не делать этого и, таким образом, оплодотворять яйцеклетку или не оплодотворять ее. После примечательных наблюдений Дзирзона и последовавших за ними исследований фон Зибольда и Лейкарта предполагалось, что были оплодотворены только те яйца, которые были отложены в клетках, предназначенных для выращивания самок (рабочих или маток), в то время как те, которые должны были дать начало "трутням" или самцам, оставались обычно неоплодотворенными. Только в последнее десятилетие прошлого столетия пчеловоды начали подвергать сомнению эту так называемую "теорию Дзирзона"; на нее были сделаны различные яростные и упорные нападки, и они были подтверждены новыми и, по-видимому, убедительными экспериментами. Дикель, преподаватель из Дармштадта, был особенно настойчив в попытках опровергнуть старую теорию, подчеркивая тот факт, что старые исследования фон Зибольда по пчелиным яйцам не дали убедительных доказательств. Фон Зибольд проводил свои исследования на яйцах, только что взятых из улья, и ему так и не

удалось обнаружить сперматозоиды в "трутневых яйцах" (то есть яйцах, отложенных в трутневых клетках и, следовательно, предназначенных для развития в трутней), в то время как ему часто удавалось продемонстрировать присутствие от одного до четырех сперматозоидов в "рабочих яйцах". Но он исследовал только "трутневые яйцеклетки", которым было уже двенадцать часов от роду, и в них, как мы теперь знаем, он в любом случае не обнаружил бы сперматозоидов, даже если бы они были оплодотворены, потому что в яйцеклетках на этой стадии развитие эмбриона уже полностью началось, и от сперматозоидов ничего не осталось. У пчелы, согласно Баттелю-Рипену, оплодотворяющий сперматозоид превращается через двадцать минут после того, как он проник в яйцеклетку, в крошечное "ядро сперматозоида", которое почти невидимо даже в разрезах, и уж точно ничего не могло быть видно при старом методе выжимания свежей яйцеклетки.

Следовательно, следовало признать, что теория Дзирзона покоилась на ненадежном фундаменте, и я соответственно поручил двум моим студентам того времени, доктору Паульке и доктору Петрункевичу, заново исследовать яйца пчелы с точки зрения рассматриваемого вопроса, используя значительно усовершенствованные методы, имевшиеся в их распоряжении. Эти исследования проводились во Фрайбургском зоологическом институте в течение последних трех лет и привели к установлению абсолютной правильности теории Дзирзона: "трутневые яйца" действительно остаются неоплодотворенными, в то время как яйца, из которых должны развиваться самки, оплодотворяются без исключения.

Следовательно, в данном случае у одного и того же животного мы имеем яйцеклетки, которые могут быть оплодотворены, и яйцеклетки, которые без оплодотворения развиваются партеногенетически, и поэтому представляет наибольший интерес узнать, как обстоят дела у них в отношении директивных делений и редукции хромосом.

Исследования доктора Петрункевича показали, что в обоих случаях, то есть независимо от того, проникает сперматозоид в яйцеклетку или нет, происходит двукратное деление ядерного материала в яйцеклетке. Более того, два дочерних ядра, образующихся в результате второго деления, не соединяются, как это иногда имело место, как показал Брауэр, в случае с *Артемией*, впоследствии снова; они остаются отдельными, и количество хромосом — их шестнадцать — таким образом уменьшается до половины в сегментированном ядре. Но это еще не все, поскольку до начала эмбрионального развития в ядре сегментации снова можно увидеть нормальное количество хромосом; следовательно, хромосомы должны *удвоить свое количество путем деления внутри ядра*.

Вероятно, что нечто подобное имеет место в случаях исключительного партеногенеза, которые давно известны, но этот момент еще недостаточно исследован. Тем не менее я не могу пройти мимо них, поскольку они поучительны и с другой точки зрения.

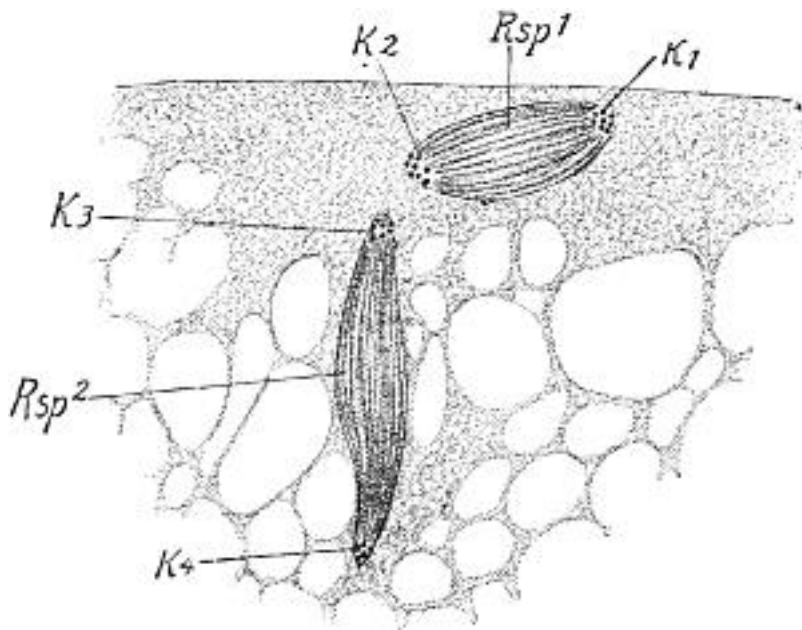


Рис. 79. Две стадии созревания "трутневых яиц" (неоплодотворенных яйцеклеток) пчелы по Петрункевичу. *Rsp 1*, первый направляющий шпиндель. *k 1* и *k 2*, два дочерних ядра одного и того же. *Rsp 2*, второй направляющий шпиндель. *k3* и *k4*, два дочерних ядра. На следующей стадии *k2* и *k3* объединяются, образуя примитивное половое ядро. Сильно увеличенный.

У некоторых шелкопрядов (*Bombycidae*) и бражников (*Sphingidae*), особенно у собственно шелкопряда (*Bombyx mori*), у *Liparis dispari* у целого ряда других чешуекрылых иногда случается, что из большого количества неоплодотворенных яиц несколько разовьются и дадут гусениц. Это достаточно интересно, но приобретает все большее значение благодаря исследованиям русского натуралиста Тихомирова, которому удалось значительно увеличить количество развившихся неоплодотворенных яиц, осторожно растирая их малярной кистью или ненадолго погружая в разбавленную серную кислоту. Таким образом, возможно создать яйцеклетки, которые обычно не развивались бы без оплодотворения, способные к партеногенетическому развитию с помощью механических или химических стимулов. Это звучит почти невероятно, но в этом нет сомнений, и это еще больше подтверждается тем фактом, что проф. Жаку Лебу удалось побудить яйца морского ежа к партеногенетическому развитию с помощью химического стимула. Когда он добавил в морскую воду, в которой были отложены яйца, определенное количество хлорида магния, яйцеклетки развились и не только прошли процесс сегментации, но даже достигли стадии причудливой, похожей на мольберт личинки плутеуса. Совсем недавно Ханс Винклер сделал интересное наблюдение, что из сперматозоидов морского ежа, которые были убиты нагреванием, можно извлечь в водном растворе вещество, способное стимулировать развитие неоплодотворенных яиц морского ежа, хотя они достигают стадии шестнадцати клеток.

Из всех этих результатов мы можем, по крайней мере, сделать вывод, что химические изменения и влияния могут определять, перейдет ли созревшая яйцеклетка к эмбриональному развитию или нет, и что эти влияния могут быть очень разнообразными по своей природе в разных случаях. Позже я вернусь к этим важным фактам.

Когда мы суммируем факты, которые мы привели в связи с сокращением числа хромосом, оказывается, что природа, так сказать, стремится сохранить их количество постоянным для каждого вида; что в зародышевых клетках, предназначенных для амфимиксиса, их количество уменьшается до половины нормального, но что это уменьшение вдвое числа подавляется там, где оплодотворение всегда отсутствует, или что уменьшение до половины

снова компенсируется различными способами, будь то последующим слиянием двух дочерних ядер, возникших в процессе сокращения, или независимым дублированием двух дочерних ядер. хромосомы в сегментированном ядре.

Из всего этого мы, возможно, были бы склонны заключить, что наступление развития зависит от наличия нормального числа хромосом; и раньше я считал это возможным. Но факты, которые были обнаружены совсем недавно, исключают эту точку зрения. Прежде всего, мы теперь знаем, что каждое ядерное деление зависит от наличия делительного аппарата, centrosферы, но что этот орган дегенерирует в яйцеклетках большинства животных и полностью утрачивается после того, как было произведено второе полярное деление. Следовательно, зрелая яйцеклетка сама по себе неспособна вступить в эмбриональное развитие, независимо от того, сколько хромосом содержит ее ядро; она способна к дальнейшему делению только тогда, когда оплодотворяющий сперматозоид приносит с собой свой делительный аппарат, или centrosферу. У нитевидных сперматозоидов она находится в средней части (рис. 68C), и после растворения хвостика, что происходит вскоре после попадания сперматозоида в яйцеклетку, центральное тельце, сначала очень маленькое, можно распознать перед ядром сперматозоида, где оно вскоре превращается в "астру" и делится на две части. Затем обе сферы раздвигаются (рис. 75D, стр. 296) и образуют ядерное веретено между собой путем слияния их лучей.

Отсюда происходит деление яйцеклетки на две первые эмбриональные клетки. Таким образом, два пронуклеуса в яйцеклетке, мужское и женское, совершенно одинаковы по количеству хромосом и часто, по крайней мере, по размеру и внешнему виду (рис. 75C). Но они различаются наличием или отсутствием аппарата деления, и в подавляющем большинстве случаев именно мужское ядро несет с собой центральное тельце, которое, по-видимому, необходимо для эмбрионального развития (*B, cspt*). До сих пор, по крайней мере, известны только два исключения из этого правила. У маленького членистого червя, *Myzostoma*, который паразитирует на морских лилиях или криноидах, Уилер заметил, что яйцеклетка сохраняет свое центральное тельце даже после полярных делений, в то время как у сперматозоида, проникшего в яйцеклетку, его нет. Совсем недавно Конклин сделал интересное открытие, что в яйце морского гастеропода (*Crepidula*) и ядро яйцеклетки, и ядро сперматозоида сохраняют свою centrosферу и вместе образуют веретено сегментации, одно из которых находится на одном полюсе, а другое - на противоположном.

Все эти наблюдения подтверждают мнение, что сперматозоид и яйцеклетка схожи и в этом отношении. Каждый из них при определенных обстоятельствах может принести с собой аппарат деления, необходимый для развития, хотя обычно это делает сперматозоид.

Я бы действительно предположил, что сперматозоид и яйцеклетка были по существу похожи, даже несмотря на то, что из этого правила не было исключений, то есть хотя centrosома яйцеклетки погибла во всех яйцеклетках, которые были оплодотворены. Ибо это, очевидно, вторичное устройство, приспособление к оплодотворению, заключающееся в том, что яйцеклетка должна быть неспособна к развитию без оплодотворения, и это становится таковым из-за исчезновения ее centrosомы. Во всех других клетках, насколько известно, центральное тельце сохраняется после деления, так что этот замечательный клеточный орган передается от клетки к клетке точно так же, как ядро, и, подобно ему, никогда не возникает *de novo*. Он исчезает только в яйцеклетке, хотя даже там часто бывает очень поздно, поскольку он может присутствовать в виде астры даже после того, как сперматозоид проник в яйцеклетку и раскрыл свое собственное центральное тело или даже разделил его надвое (рис. 80, А и Б). Но centrosома яйцеклетки исчезает, как только завершается второе полярное деление.

То, что это исчезновение на самом деле является вторичным процессом, от которого можно снова отказаться, доказывается на примере тех яйцеклеток, которые способны развиваться партеногенетически, поскольку у них центральное тело не исчезает, а сохраняется в яйцеклетке после первого полярного деления, как показал Брауэр в *Артемии*. Затем он ведет себя точно так же, как сфера ядра сперматозоида в оплодотворенной яйцеклетке, то есть дублирует сам себя и образует веретено сегментации.

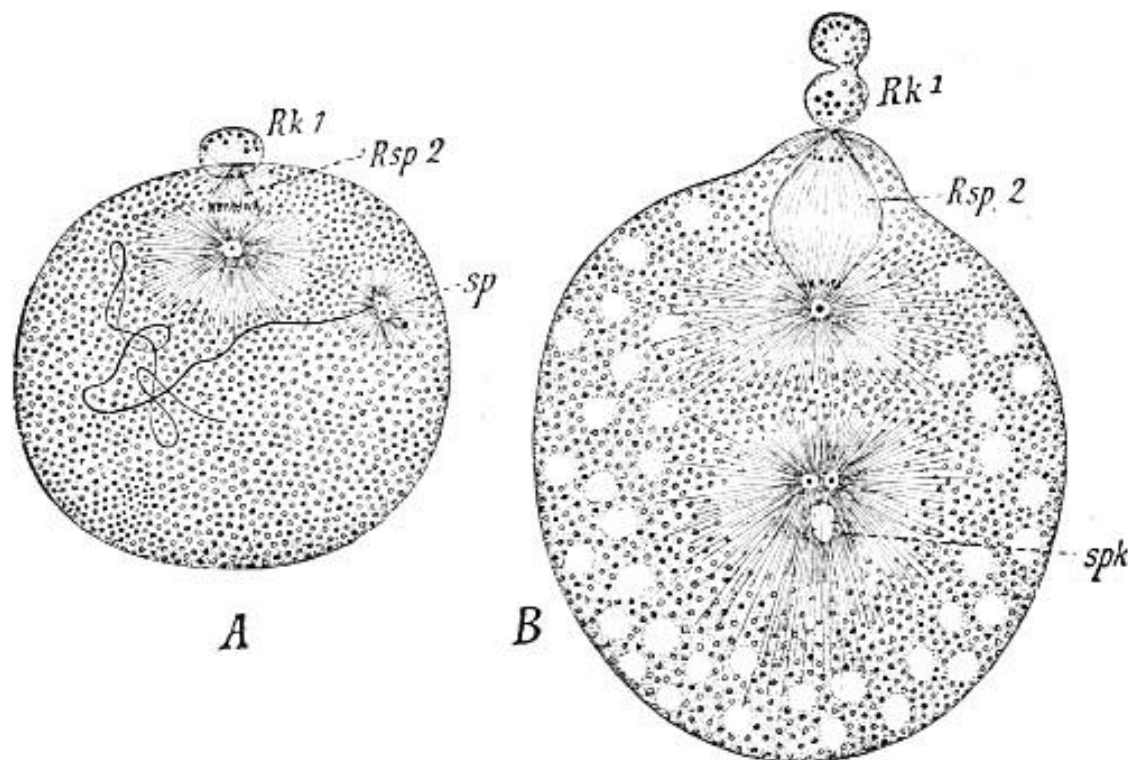


Рис. 80. Оплодотворение яйцеклетки желудочноклювого моллюска (*Physa*) по Костанецкому и Вежейски. А, весь сперматозоид находится в яйцеклетке. *sp*, его центросфера уже разделена. *Rk 1*, первое полярное тело. *Rsp 2*, второй направляющий шпиндель. В, *spk*, ядро сперматозоида, второе направляющее веретено, все еще имеет свою центросферу, которая впоследствии исчезает. Первое полярное тело (*Rk 1*) разделилось на две части. Сильно увеличено.

Таким образом, начало эмбрионального развития в яйцеклетке зависит не от определенного количества хромосом, а от наличия аппарата для деления. От чего зависит пробуждение этой активности именно в это время, пока точно установить невозможно; мы можем только указать, что все части клетки находятся во взаимосвязи друг с другом, и что, следовательно, механизм деления зависит от состояния остальных частей клетки в данный момент и от веществ, которые они содержат или производят. Из того, что мы знаем экспериментально об искусственном партеногенезе, нетрудно представить, что для стимуляции активности центрального тельца необходимы какие-то химические вещества. В любом случае, все питание центрального тельца зависит от клетки, в которой оно находится, о чем свидетельствует тот факт, что ядро сперматозоида, центросома которого до входа сперматозоида в яйцеклетку была неактивной и едва узнаваемой, быстро растет после входа и образует большую астру вокруг себя — короче говоря, в высшей степени активно (рис. 80). Поскольку хромосомы, безусловно, играют важную роль в жизни клетки и существенно помогают определять различные ее фазы, нельзя оспаривать, что они также могут участвовать в пробуждении активности центрального тельца. Но это влияние носит лишь косвенный характер; не только количество хромосом решает, должно ли центральное тельце

стать активным или оставаться неактивным. Этого нельзя допустить, потому что у нас есть доказательство того, что при делении во время созревания деление может происходить как с удвоенным числом хромосом, так и с неизмененным числом; в то время как при делении материнских яйцеклеток и материнских сперматозоидов у нас есть доказательство того, что удвоенное число хромосом само по себе не приводит к делению.

Исключительные и искусственно созданные случаи партеногенеза, которые мы обсуждали выше, вероятно, следует интерпретировать следующим образом: из-за незначительных различий в строении яйцеклетки или из-за определенных механических или химических раздражителей метаболические процессы в яйцеклетке настолько изменяются, что центросома яйцеклетки, вместо того чтобы распадаться, стимулируется к росту и, таким образом, вырабатывает активный делительный аппарат, который в противном случае вводится в нее только сперматозоидом. Это более точное определение интерпретации, которую я дал ранее (1891 г.) "случайного" партеногенеза шелкопряда, который тогда был единственным известным случаем, когда я сказал, что "нуклеоплазма некоторых яйцеклеток должна обладать способностью к росту в большей степени, чем у большинства".

Но мы пока не в состоянии пойти дальше или более точно определить природу процессов метаболизма, которые задействованы.

ЛЕКЦИЯ XVI

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У РАСТЕНИЙ И ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ И ЕГО НЕПОСРЕДСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Оплодотворение у лишайника, базидиоболюса—У фанерогам—Здесь также наблюдается уменьшение числа хромосом наполовину—"Полярные клетки" у низших и высших растений—Конъюгация у одноклеточных организмов—Noctiluca—Материнские и отцовские хромосомы остаются раздельными—Actinophrys—Инфузории—Половая дифференцировка двух конъюгатов у Vorticella—Важность процесса амфимиксиса—Не процесса "пробуждения жизни"—Может происходить независимо от размножения—Гипотеза омоложения—Чистая партеногенез—Идея цикла —Предотвращает ли амфимиксис естественную смерть?—Эксперименты Маупаса с инфузориями—Точка зрения Бютчли—Потенциальное бессмертие одноклеточных организмов—Бессмертие одноклеточных организмов и зародышевых клеток зависит от того факта, что нет временных ограничений для размножения мельчайших живых частиц—Партеногенез не является самооплодотворением—Наблюдения Петрункевича над яйцеклетками пчел - Действительно ли хроматин является "наследственной субстанцией"?—Вывод Нагели из разницы в размерах яйцеклетки и сперматозоида—Искусственное деление инфузорий—Эксперименты Бовери с оплодотворением кусочков яйцеклеток, не содержащих ядра—Оплодотворение дает импульс развитию даже безъядерных кусочков яйцеклеток—Мерогония—Женское и мужское ядерные вещества по существу одинаковы—Краткое содержание.

Теперь я перехожу к рассмотрению процесса оплодотворения у растений и одноклеточных организмов.

Что касается растений, то теперь можно определенно утверждать, что и у них оплодотворение по существу представляет собой конъюгацию ядер; оно зависит от соединения ядер двух "половых клеток". Эти половые клетки обычно очень малы у низших растений, вплоть до фанерогамов; это особенно верно для мужских зародышевых клеток, похожих на зоосперм, но обычно это справедливо и для яйцеклетки, которая редко бывает отягощена обильным запасом желтка. Несмотря на многочисленные трудности, которые эта малость создает на пути наблюдения, неустанными усилиями множества превосходных исследователей удалось проследить процесс оплодотворения у всех более крупных групп растений — у водорослей, грибов, мхов, папоротников и хвощей у криптогамов и у фанерогамов.

Сначала я приведу пример из числа низших растений (рис. 81). У одного из лишайников, *Basidiobolus ranarum*, каждая из двух соседних клеток грибной нити выделяет клювовидный отросток, и два отростка сближаются (рис. 81, а). Ядро каждой клетки перемещается в клювовидный отросток, там трансформируется в ядерное веретено (*B, ksp*) и делится, так что одно дочернее ядро оказывается в вершине клюва, другое - у основания. Тело клетки также делится, хотя и очень неравномерно, и конечным результатом процесса являются две клетки в каждой, из которых одна маленькая и занимает верхушку клюва, в то время как другая большая и заполняет все остальное пространство клетки. Первые больше не играют никакой роли, а распадаются, вторые - это половые клетки, цитоплазма которых теперь срастается через щель в клеточных стенках, в то время как их ядра плотно прилегают друг к другу и в конечном итоге объединяются (*C, ♂ и ♀ k*). Из этого соединения возникает оплодотворенная спора, так называемая "зигота" (*D*). Две маленькие абортивные клетки настолько сильно напоминают по своему происхождению полярные клетки яйцеклетки животного, что трудно удержаться от предположения, что они вызывают уменьшение числа хромосом. Но количество хромосом еще не определено ни в них, ни в половых ядрах.

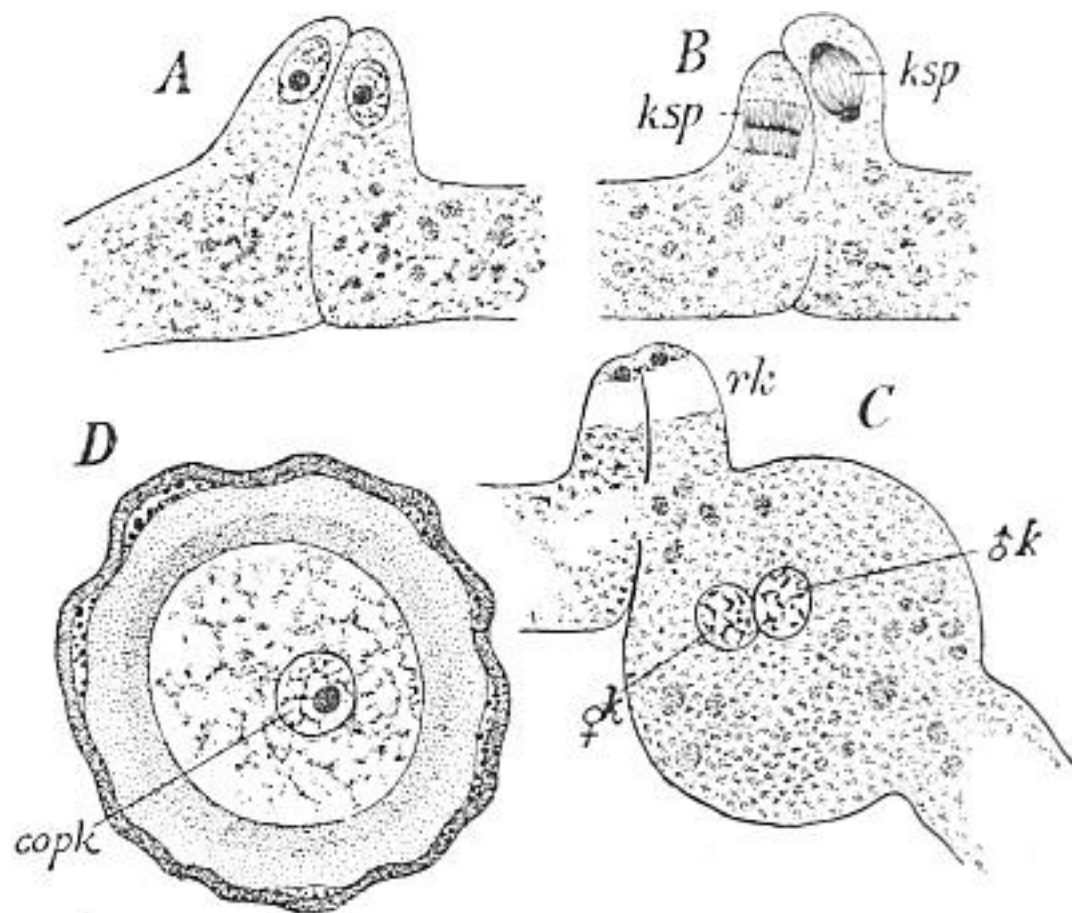


Рис. 81. Формирование полярных телец у лишайника *Basidiobolus ranarum*. *A*, две сопряженные клетки с клювообразными отростками, в которых лежат ядра. *B*, делящиеся ядра. *ksp*, ядерное веретено. *C*, после разделения на полярное тело (*rk*) и половое ядро (δk и ϕk). *D*, после объединения ядер с образованием конъюгационного ядра (*copk*); оплодотворенная яйцеклетка окружена оболочками и модифицирована в устойчивую спору. В честь Фэйрчайлда.

Мы познакомились с процессами оплодотворения у фанерогам главным образом благодаря Страсбургеру, Гиньяру и совсем недавно благодаря японскому ботанику Хирасе. Совпадение с животным процессом на удивление велико, несмотря на заметные различия во внешних условиях оплодотворения.

Как хорошо известно, мужские клетки высших цветковых растений являются не зооспермами, а округлыми клетками, каждая из которых, заключенная вместе с сестринской клеткой — так называемой "вегетативной" клеткой - в толстую целлюлозную капсулу, образует пыльцевое зерно. Пыльцевые зерна достигают рыльца, под которым, глубоко внутри "семяпочки", покоится женская половая клетка, заключенная в длинную мешковидную структуру, называемую "зародышевым мешком" (рис. 82, *A*). Рядом с ней (*eiz*) находятся несколько других клеток, обычно в количестве семи, две из которых, так называемые "синергиды" (*sy*), располагаются на одном конце эмбрионального мешка, прямо перед яйцеклеткой (*eiz*). Вероятно, они выделяют секрет, который оказывает привлекательное (хемотаксическое) воздействие на мужской оплодотворяющий орган ("пыльцевую трубку") и, таким образом, так сказать, указывает ему путь к яйцеклетке.

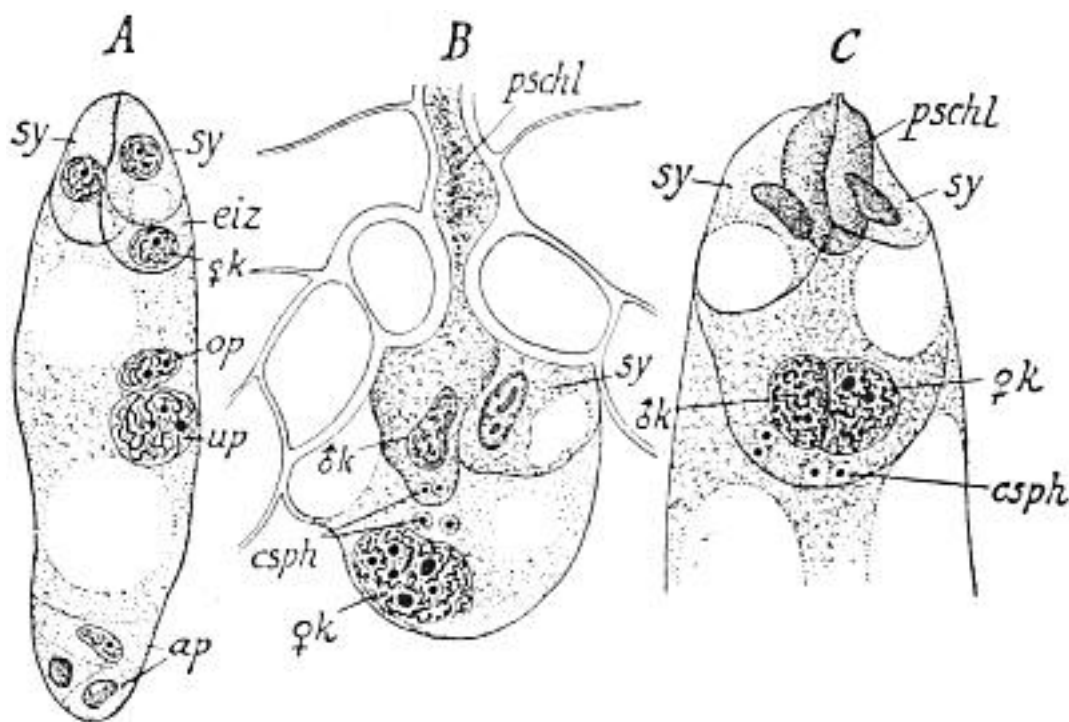


Рис. 82. Оплодотворение у лилии, *Lilium martagon*, после Гиньяра. *A*, зародышевый мешок перед оплодотворением; *sy*, синергиды; *eiz*, яйцеклетка; *op* и *up*, верхние и нижние "полярные ядра"; *ap*, клетки-антиподы. *B*, верхняя часть зародышевого мешка, в которую проникла пыльцевая трубка (*pschl*) с мужским половым ядром (δk) и его центросферой; ниже находится яйцеклетка с ее (также удвоенной) центросферой (*csph*). *C*, остатки пыльцевой трубки (*pschl*); два половых ядра близко расположены. Сильно увеличенный.

Когда пыльцевое зерно достигает рыльца, оно выпускает трубку, обычно через несколько часов, которая проникает в мягкие ткани соцветия и глубоко проникает внутрь семязпочки, в конечном итоге проникая до зародышевого мешка через специальное маленькое отверстие в оболочке семязпочки, так называемый "микропил" (рис. 82, *B, pschl*). Его тупой конец теперь вплотную прилегает к нему, так что истинное ядро сперматозоида (*B, ♂k*), окруженное небольшим количеством протоплазмы, может покинуть пыльцевую трубку и блуждать среди клеток зародышевого мешка. Позже мы увидим, что два генеративных ядра мигрируют из пыльцевой трубки, но пока мы уделим наше внимание только одному из них, оплодотворяющему ядру, которое немедленно перемещается к ядру яйцеклетки и плотно прилегает к ней. Затем следует слияние или конъюгация двух ядер, похожих по размеру и внешнему виду, как при оплодотворении яйцеклетки животного (*C, ♂k* и *♀k*). Приносит ли и в этом случае ядро сперматозоида с собой центральное тельце, или же, как полагал Гиньяр, яйцеклетка сохраняет свое центральное тельце (*C, csph*), или, наконец, имеют ли место оба способа, пока точно неизвестно. Тот факт, что, как правило, семена, способные к размножению, образуются в семязпочке только тогда, когда рыльце предварительно посыпано пыльцой, заставляет нас предположить, что в этом случае, как и у животных, яйцеклетке не хватает чего-то, что необходимо для индуцирования эмбрионального развития, и она сохраняет эту способность только в очень исключительных случаях, а именно, когда приспособлена к партеногенезу. И это нечто вполне может быть делительным аппаратом клетки, центросомой с центросферой. Но независимо от того, окажется это предположение правильным или нет, ядерное веретено всегда формируется одновременно со слиянием двух половых ядер в ядро сегментации, и это веретено является отправной точкой молодого растения, таким образом, точно соответствующей первой сегментации яйцеклетки животного. Это согласуется с этим также в том важном отношении, что оно снова содержит полное число хромосом — двадцать четыре в лилии, - в то время как два ядра, мужское и женское, имеют только половину этого числа каждое, то есть двенадцать.

Таким образом, уменьшение числа хромосом до половины происходит и у растений, но пока неизвестно с уверенностью, вызывается ли это тем же способом, что и у животных, а именно сокращением делений. Не вдаваясь более подробно в эту все еще нерешенную и очень сложную проблему, я хотел бы заявить, что считаю это весьма вероятным; действительно, я согласен с мнением В. Геккера[13], что редуцирующие деления растений только труднее распознать как таковые и, более того, часто маскируются тем фактом, что они часто встречаются рядом с делениями, которые не редуцируют, или между ними. Если бы было возможно уменьшить количество хромосом в клетке до половины без помощи клеточного деления, если, например, только половина должна была бы снова интегрироваться из сети хроматина, это должно было быть столь же возможно в случае клеток животных, и тогда, более того, единственная хромосома не имела бы значения индивидуальности, и не было бы введено никакой специальной формы ядерного деления для уменьшения их количества. То, что он был введен, мне кажется, доказывает, что это было необходимо, и поскольку это было так среди животных, без этого нельзя было обойтись и среди растений.

[13] See V. Häcker, *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre*, Jena, 1899, pp. 144-5.

Более того, в растительном царстве часто происходят деления, связанные с происхождением половых клеток, которые по возникновению и результату можно сравнить с делениями зародышевых клеток животных при созревании. У лишайника *Basidiobolus* мы уже видели, что абортивная клетка отделяется от половой клетки до того, как последняя становится способной к размножению (рис. 81, *C*). Аналогичные клеточные деления происходят во многих, если не во всех группах растений. У морских водорослей рода *Fucus*

было даже доказано, что деление первой первичной клетки яичника на так называемую "стеблевую клетку" и примитивную яйцеклетку является редуцирующим делением и снижает количество хромосом с тридцати двух до шестнадцати. У сосудистых растений сокращение не откладывается до образования половых клеток, но происходит раньше при образовании спор, как показал Калкинс для папоротников; у хвойных и других голосеменных несколько так называемых "подготовительных" делений предшествуют образованию зародышевых клеток, и мы знаем по сравнению со сменой поколений у сосудистых растений, что они связаны с постепенным угасанием строго полового поколения. Как "полярные тела" или "направляющие тельца" яйцеклетки животного являются рудиментарными яйцеклетками, так и клетки, которые в пыльцевых зернах отделяются от собственно половых клеток, являются рудиментарными клетками проталлия, и, подобно клеткам животного происхождения, они погибают, не играя никакой дальнейшей физиологической роли. Я не буду утверждать, что именно в этих делениях скрыты редуцирующие деления, поскольку аналогия со спорообразованием папоротников заставляет нас скорее предположить, что оно может лежать еще дальше; но в любом случае в онтогенезе фанерогамных растений нет недостатка в возможностях для интерполяции редуцирующего деления, и до тех пор, пока остается недоказанным, что редуцирование хромосом может происходить непосредственно, то есть без помощи ядерного деления, мы будем продолжать с уверенностью ожидать, что редуцирующие деления фанерогамов будут обнаружены в онтогенезе фанерогамных растений. будущее. Процессы подобного рода известны среди одноклеточных организмов, и там они также связаны с делением ядер.

Переходя к так называемому "половому размножению" одноклеточных организмов, я хотел бы сначала привлечь внимание к тому факту, что выражение "размножение" в данном случае не очень подходит, поскольку рассматриваемый процесс не всегда приводит к увеличению числа особей, как это должно было бы происходить при размножении, но фактически приводит во многих случаях даже к уменьшению, когда две особи объединяются в одну. Даже если бы феномен полового "размножения" среди высших организмов, который мы уже изучали, не прояснил нам, что существуют два взаимосвязанных процесса, совершенно разных по природе, конъюгация одноклеточных организмов привела бы нас к такому выводу. Давно известно, что два одноклеточных растения или животного иногда сближаются и сливаются; и этот процесс "конъюгации" много лет назад рассматривался как аналог "оплодотворения", хотя только благодаря кропотливым исследованиям последних двух-трех десятилетий было доказано, что это предположение верно. Теперь мы знаем, что процесс, совершенно аналогичный тому, который мы научились называть "оплодотворением", имеет место среди одноклеточных, только в этом случае он не связан непосредственно с размножением, а происходит независимо от них, и в своей наиболее примитивной форме он приводит не к увеличению, а — по крайней мере, на короткое время — к уменьшению числа особей. Это протекание процесса независимо от размножения представляется мне теоретически неоценимым, поскольку оно полностью освобождает нас от старых, глубоко укоренившихся предубеждений в интерпретации оплодотворения.

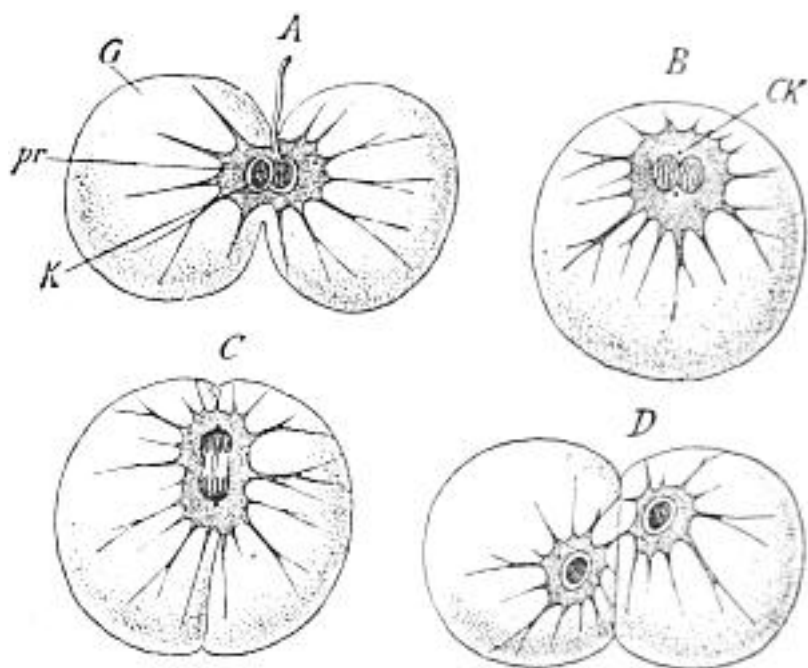


Рис. 83. Конъюгация *Noctiluca* по Ишикаве. А, две серебристые луковицы, начинающие сливаться; *pr*, протоплазма вытягивается в отростки, которые пересекают студенистое вещество клетки; *k*, ядро. В, клетки и их студенистое вещество срослись; ядра, в которых видны хромосомы, расположены близко друг к другу; *СК*, центросферы. С, два ядра объединены в одно ядерное веретено; начало деления. D, завершение разделения. Сильно увеличено.

Сначала давайте кратко обрисуем сам процесс в основных формах его протекания.

Наиболее примитивной формой конъюгации, несомненно, является полное слияние двух одноклеточных организмов одного вида, как мы наблюдаем это сегодня у одноклеточных растений, а также у низших одноклеточных животных, таких как жгутиковые инфузории, грегарины и ризоподии. Это хорошо видно, например, у *Noctilucae*, одноклеточных жгутиковых организмов, которые вызывают знакомое морское свечение, равномерно распространяющееся по широким поверхностям воды (рис. 83). В этих формах профессор. Ишикава из Токио смог проследить весь процесс сопряжения. Начнем с того, что две ноктилуки выстраиваются рядом друг с другом (рис. 83) и сливаются на соприкасающихся поверхностях, как в сферической студенистой оболочке (А, G), так и в самой протоплазме (*pr*), которая амбобидным образом разветвляется на желе. Союз постепенно становится полным, и два животных образуют единую сферу (В) с одним клеточным телом. Но два ядра (K) также располагаются рядом (В), и хотя они фактически не сливаются, они образуют вместе, под руководством двух центросфер (С), единую фигуру ядерного деления, которая, очевидно, аналогична веретену сегментации оплодотворенной яйцеклетки. Затем следует деление, посредством которого вещество хроматина ядер обоих животных разделяется между двумя дочерними ядрами, и после того, как это было выполнено, объединенная особь снова разделяется на две независимые ноктилуки (D). Хотя я говорил здесь — то есть, имея в виду простейшие — о хромосомах, я должен немедленно добавить, что они еще не были видны с полной отчетливостью у самого *Noctiluca*; не было обнаружено ничего, кроме глубоко окрашенных утолщений веретенообразных фибрилл, которые движутся от экватора ядерного веретена к полюсу. Поскольку, однако, у других простейших, как, например, у прекрасного пресноводного ризоподия (*Euglypha alveolata*), эти утолщения фибрилл ядерного веретена были четко распознаны как хромосомы, сомнения на этот счет вряд ли

оправданны. Помимо этого, предположение о том, что каждое из двух дочерних ядер получает половину хромосом каждого из сопряженных ядер, опирается на надежную основу не только потому, что в противном случае весь процесс не имел бы смысла, но и потому, что положение митотической фигуры обуславливает это. Даже тот факт, что два конъюгационных ядра, лежащие рядом, остаются раздельными во время ядерного деления, не лишен параллели; Геккер и Рюккерт наблюдали это также в сегментирующем ядре гораздо более высоких животных, веслоногих ракообразных, и это не влияет на изменение процесса деления, а лишь доказывает, что хромосомы материнского и отцовского происхождения в комбинирующем ядре остаются независимыми - факт, значение которого я рассмотрю позже.

Процесс конъюгации происходит таким же образом, как и у *Noctiluca*, у пресноводного ризоподия, хорошо известной солнечной анималькулы, *Actinophrys sol* (рис. 84), но в этом случае происходит полное слияние двух ядер (рис. 84, V) до образования веретена деления (VI, *sp*), которое при одновременном делении клеточного тела дает начало двум новым особям. Процесс в данном случае особенно интересен, потому что Шаудинну удалось наблюдать разделение созревания (III, *Rsp*, directive spindle), а также продемонстрировать полярные тела (IV, *Rk*). Таким образом, аналогия с процессом оплодотворения у многоклеточных и метафиты почти завершена.

Но то, что конъюгация одноклеточных организмов, подобно оплодотворению многоклеточных организмов, по существу является вопросом ядерной конъюгации, еще более отчетливо демонстрируют инфузории с ресничками, наиболее высокоорганизованные из простейших.

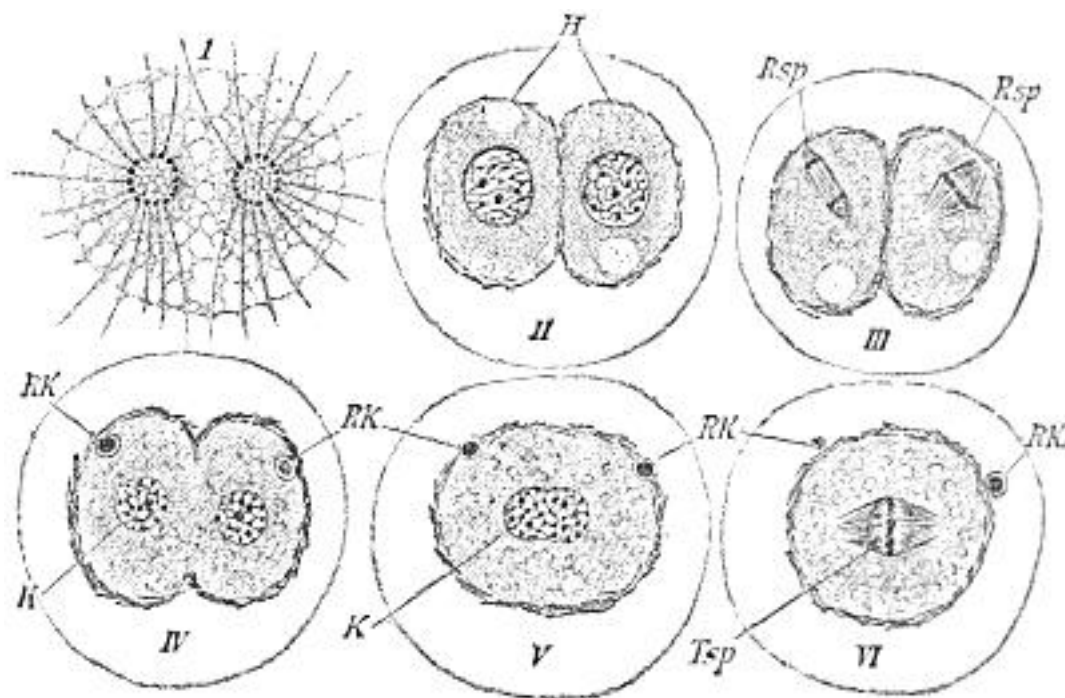


Рис. 84. Конъюгация и формирование полярного тела у Солнечной анималькулы, *Actinophrys sol*, по Шаудинну. I, две свободно плавающие сопряженные особи, которые при II были окружены прозрачной студенистой кистой. III, формирование направляющих шпинделей (*RSp*). IV, образуются полярные тела (*RK*); *K*, два половых ядра. V, они сливаются, образуя ядро сопряжения (*K*). VI, ядро сопряжения трансформируется в веретено деления; полярные тельца (*RK*) проникли во внутреннюю стенку кисты и находятся в процессе дегенерации.

Здесь обычно не происходит полного соединения клеточных тел двух животных, а только слипание соприкасающихся поверхностей. У относительно крупного *парамиксиума хвостатого* процесс конъюгации очень точно известен благодаря прекрасным исследованиям Маупаса и Р. Хертвига. В этом случае ротовые поверхности двух животных сближаются на небольшом участке, и затем два животных плавают вместе в этом сопряженном состоянии. За это время в их ядрах происходят весьма примечательные изменения.

Хорошо известно, что у этих инфузорий двойное ядро: крупное, макронуклеус (рис. 85, *ma*), и обычно очень маленькое, микроядро (*mi*). Первому из них мы можем приписать руководство и регуляцию повседневных процессов жизни, то есть, вкратце, метаболизма, а также сохранение целостности всего животного. Малого ядра часто называют репродуктивного ядра, но так как он не играет никакой иной компонент в воспроизводстве, насколько могут быть признаны, чем что деления на две дочерние-ядер, я не могу расценивать это назначение как подходящее; он, очевидно, возникла из-за ошибочного толкования, распространены до самого недавнего времени, спряжения, как вид размножения, и это в свою очередь зависит от концепции, переданные из многоклеточных организмов, оплодотворения как половое размножение.' Мы немедленно видим, что микроядро играет главную роль в конъюгации, и из этого мы можем предположить, что речь в противном случае занимает никакой роли в жизни животного, поэтому оно может быть назначено дополнительное или бронирования ядра. При каждой конъюгации макронуклеус, который до сих пор был активным, распадается и полностью усваивается, очень похожий на пищевой шарик. Это, конечно, происходит медленно; большое ядро удлиняется, становится вдавленным, распадается на несколько частей, и они рассасываются настолько постепенно, что даже после завершения акта конъюгации у животного часто остаются неправильные фрагменты макронуклеуса (рис. 85, 9).

Но в то время как макронуклеус распадается на части, ранее крошечное микроядро сильно разрастается и образует отчетливое продольно-исчерченное веретено (1, *мил*). Примерно в одно и то же время они делятся у обоих животных, и каждое из дочерних ядер немедленно делится снова, так что после этих двух делений у каждого животного можно увидеть четыре веретенообразных потомка микроядра (рис. 85, 4). Ранее мы отмечали, что аппарат ядерного деления у одноклеточных организмов был аналогичен аппарату многоклеточных организмов, и все же отличался от него. У этих инфузорий с ресничками мы видим существенное различие, поскольку полосатое веретено после того, как произошло разделение на дочерние хромосомы, чрезвычайно удлиняется и становится таким тонким в середине своей длины (2), что два дочерних ядра на концах этого длинного стебелька напоминают очень длинную и тонкую гантель или длинный шелковый кошелек. Из астр (центросфер) ничего не видно, и механизм деления все еще очень неясен; кажется, что быстро растущее вещество разделило две группы хромосом.

Едва эти четыре потомка микроядра возникли, как три из них начинают распадаться и очень скоро исчезают; только четвертое имеет какое—либо дальнейшее значение, и оно снова делится (5) и, таким образом, дает начало двум ядрам, которые играют главную роль в процессе конъюгации, - ядрам копуляции, в точности аналогичным мужскому и женскому пронуклеусам в оплодотворенной яйцеклетке (5, mi^4). Но в этом случае каждое из двух животных функционирует вдвойне, то есть и как самец, и как самка, поскольку каждое отправляет одно из двух копулятивных ядер через мост, образованный соединением соприкасающихся поверхностей, в другое животное (6, $mi \text{ ♂}$), так что оно может образовать, путем соединения с оставшимся там ядром, двойное ядро (7), структура которого

соответствует сегментированному ядру яйцеклетки (*corp*). Затем из него путем деления возникают новые макронуклеус и новое микроядро, однако обычно не напрямую, то есть не путем единичного деления, а посредством нескольких последовательных ядерных делений, в значение которых я не могу здесь вдаваться. Сразу же после слияния двух половых ядер два животных разрывают свою связь друг с другом; каждое снова начинает питаться и подвергается размножению путем деления, как это было до того, как произошло спаривание (8). и 9).

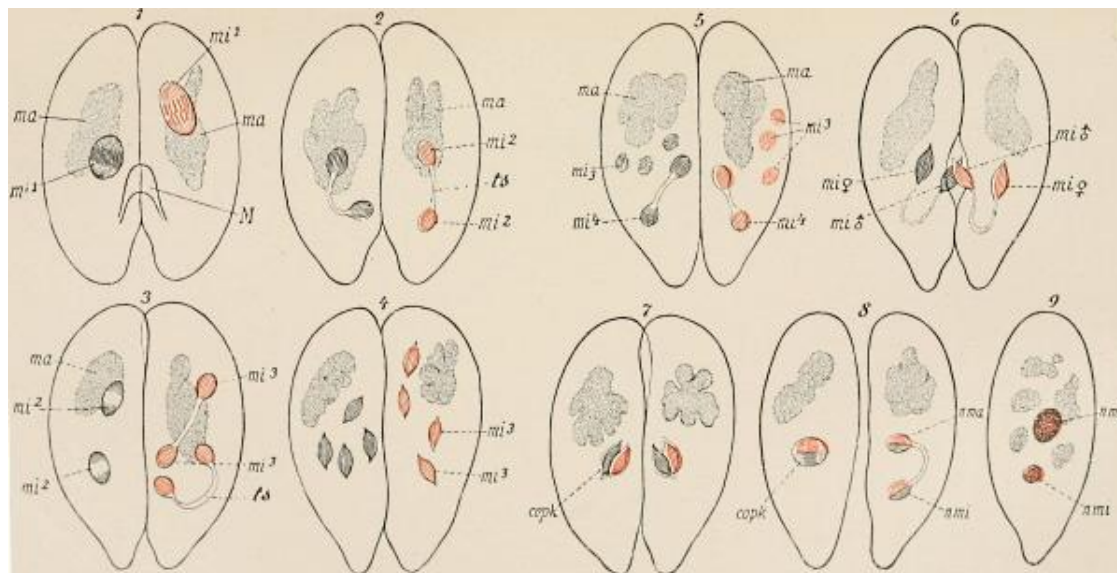


Рис. 85. Схема конъюгации инфузории, *Paramoecium*, по R. Hertwig и Maupas. 1, два животных со смежными ротовыми отверстиями; *ma*, макронуклеус начинает дегенерировать; *mi¹*, микроядро уже значительно увеличилось в размерах и начинает делиться. 2. каждое микроядро разделилось на два дочерних ядра (*mi²*), которые соединены только нитью деления (*ts*). 3, слева каждое из дочерних микроядер (*mi²*) начинает делиться; справа это деление уже завершено, и внучатые ядра исходного микроядра соединяются своими нитями деления (*ts*). 4, у каждого из животных теперь есть четыре внучатых микроядра (*mi³*). 5, три из них находятся в процессе распада, четвертое делится на два правнучатых дочерних ядра (*mi⁴*), которые являются двумя половыми ядрами. 6, одно (мужское) половое ядро (*mi ♂*) мигрирует в другое животное и там соединяется с оставшимся (женским) половым ядром. 7, формируется ядро сопряжения (*corp*). 8, животные разделились; ядро сопряжения делится на (9) новое макронуклеус (*n ma*) и новое микроядро (*n mi*).

Хотя ход этого замечательного процесса демонстрирует всевозможные различия в деталях у разных видов, он везде одинаков по своей существенной черте, и этой существенной чертой, несомненно, является объединение равного количества ядерного вещества двух животных с образованием нового ядра. Таким образом, по существу, это тот же самый процесс, который мы уже распознали у высших животных как "оплодотворение". Различия имеют второстепенное значение, и они возникают частично из-за того факта, что половые клетки многоклеточных животных не являются независимыми самоподдерживающимися единицами, а частично из-за их дифференцировки на "мужские" и "женские" клетки. Крошечность сперматозоида, например, обуславливает его проникновение в яйцеклетку, которая всегда намного крупнее и пассивнее, а также полное слияние его клеточного тела с клеточным телом яйцеклетки. То, что это различие имеет очень мало глубокого значения, лучше всего видно из того факта, что даже среди инфузорий существуют формы, в которых две спаривающиеся особи совершенно различны, особенно по размеру, и в которых

гораздо меньший "самец" животного полностью сливается с гораздо более крупной "самкой" и действительно проникает в нее на манер сперматозоида. Это относится к животным-колокольчикам (Vorticellinae) (рис. 86), сопрягающиеся пары которых наблюдались задолго до того, как было достигнуто наше нынешнее понимание этих процессов. Действительно, факты интерпретировались как своего рода "процесс почкования", крошечный "самец" животного разной формы (*mi*), который во время спаривания прикрепляется к более крупной "самке" (*ma*), рассматривался как ее зародыш. Однако этот предполагаемый бутон вырастает не из животного, а в него!

Таким образом, мы видим здесь еще раз, что tantiation людей как мужчин и женщин может возникнуть у одноклеточных организмов, так же как и в секс-клеток высших животных и растений, и это доказывает нам еще раз, что все эти различия пола, будь то в репродуктивных клетках многоклеточных организмов или в помещении многоклеточных животных или растений, или, наконец, у одноклеточных организмов, являются не существенными, но только второстепенное значение, однако при всей их важности для обеспечения оплодотворения или конъюгации в каждом конкретном случае. Они всегда являются лишь приспособлением к особым условиям и происходят только там, где они необходимы для обеспечения объединения, и всегда таким образом, чтобы облегчить объединение двух клеток. У большинства инфузорий такая дифференциация на самцов и самок животных не была необходимой, поскольку эти организмы очень подвижны и поэтому легко способны встречаться и объединяться; поэтому им было достаточно оставаться гермафродитами. Животные-колокольчики, однако, ведут оседлый образ жизни, и для них было очевидным преимуществом, что во время спаривания должны были появиться более мелкие, свободно плавающие, а также более просто организованные особи, которые были способны искать более крупные оседлые формы. Таким образом, здесь, как и у многих других одноклеточных животных, эти маленькие особи мужского пола появляются только тогда, когда они необходимы, то есть во время конъюгации. Аналогично, у зеленой водоросли *Volvox* мужские и женские клетки возникают только во время конъюгации, в остальное время размножение осуществляется посредством партеногонидий, то есть элементов, не требующих оплодотворения.

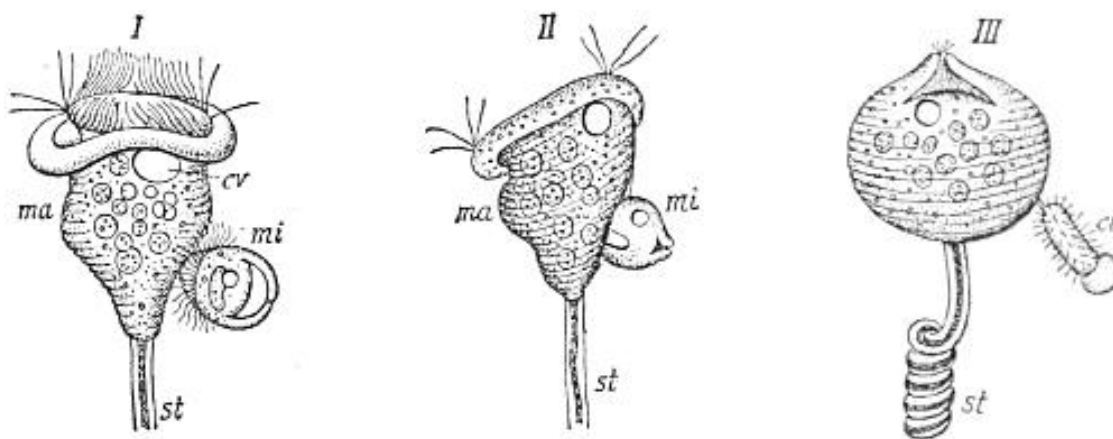


Рис. 86. Конъюгация инфузории. *Vorticella nebulifera*, демонстрирующая половую дифференциацию всего организма. После Greef. I, "микрогонидий" или мужская особь (*mi*) прикрепляется к "макрогонидию" или женской особи (*ma*); *cv*, сократительная вакуоль; *st*, сократительный стебель. II, реснитчатый круг у особи мужского пола исчез. Самец прочно внедрился в самку посредством втягивания своего нижнего конца, похожего на присоску. III, слияние двух особей завершено; щетинистый остаток самца (*ct*) вот-вот будет сброшен; стебель (*st*) свернут в спираль. Увеличено примерно в 300 раз.

Поскольку эти различия являются лишь приспособлением к необходимости того, чтобы животные или клетки нашли друг друга и объединились, то же самое относится и ко всем другим различиям сексуального характера, тысячекратным различиям между сперматозоидом и яйцеклеткой и не менее многочисленным различиям между самцами и самками животных, как в "первичных", так и особенно в разнообразных "вторичных" половых признаках, которые мы обсуждали ранее; все это лишь средства для осуществления процесса объединения двух зародышевых клеток с образованием оплодотворенной "яйцеклетки", способной к развитию. Существенная часть этого так называемого "полового размножения", однако, не зависит ни от этих различий, ни от половых различий зародышевых клеток, ни от различий всего организма; она заключается исключительно в действительном соединении двух зародышевых клеток. Давайте вспомним идею, которую мы уже подчеркивали, а именно, что *существенная часть* так называемого "полового размножения" не зависит от этих различий, и будем твердо придерживаться уже указанной идеи, что хромосомы ядра являются реальными носителями наследственных тенденций; тогда мы увидим, что смешение или, лучше, объединение наследственных субстанций двух различных особей, будь то одноклеточных или многоклеточных, является результатом процесса, который мы до сих пор называли оплодотворением или конъюгацией, но который мы впредь будем обозначать термином "половое размножение". более общий термин "Амфимиксис", который означает смешивание веществ, поступающих из двух различных источников.

Познакомившись с феноменом амфимиксиса у животных, растений и одноклеточных организмов, мы должны столкнуться с проблемой значения этого замечательного и сложного процесса. Что же это такое происходит и какой смысл мы можем придавать этому?

Первое, что нужно сделать, - это показать, что старая и долго господствовавшая концепция оплодотворения как *процесса пробуждения жизни* должна быть полностью отброшена. То, что новая особь может возникнуть даже у высокоорганизованных животных совершенно независимо от оплодотворения, доказывают партеногенетическими яйцами насекомых и ракообразных; оплодотворение - это не искра, "которая попадает в бочку с порохом" и вызывает взрыв; это лишь необходимое условие развития. Как мы видели, существуют зародышевые клетки, которые не дифференцируются половым путем, такие как споры низших растений, которые все способны к развитию без амфимиксиса; и партеногенетические яйцеклетки доказывают, что даже дифференцированные женские зародышевые клетки, то есть зародышевые клетки, изначально адаптированные к амфимиксису, могут при определенных обстоятельствах развиваться без него; таким образом, амфимиксис не является фундаментальной причиной развития, а для многих зародышевых клеток является лишь одним из условий, которые должны быть выполнены, прежде чем начнется развитие. Это условие, от которого при определенных обстоятельствах можно отказаться.

Если, таким образом, размножение особей одноклеточными микробами может происходить независимо от амфимиксиса, мы можем заключить, что установление амфимиксиса не имеет ничего общего со способностью к размножению, что это не процесс пробуждения жизни, а процесс уникального рода, который означает нечто совершенно иное. Вся концепция пробуждения жизни в зародыше устарела и не согласуется с нынешним состоянием наших знаний. *Жизнь никогда не начинается заново*, насколько мы можем видеть, и, если не считать возможности того, что все еще происходит неизвестное нам спонтанное зарождение (*Urzeugung*) низших форм жизни, жизнь непрерывна и состоит из бесконечного ряда живых форм, между которыми нет реального перерыва. Жизнь, по сути,

подобна непрерывному потоку, большими и меньшими волнами которого являются определенные виды и индивидуумы. Всего несколько десятилетий назад морфолог, которого по праву высоко ценили, мог отстаивать идею о том, что зрелая яйцеклетка животных - это безжизненный материал, который необходимо оживлять, чтобы он развивался, но сейчас такая теория несостоятельна, поскольку мы стали осведомлены о явлениях созревания яйцеклетки и знаем, что наиболее важные жизненные процессы, сокращающиеся деления, происходят во время созревания, совершенно независимо от оплодотворения.

Таким образом, нам даже не требуется принимать во внимание конъюгацию одноклеточных организмов, чтобы было ясно, что амфимиксис - это не причина возникновения новых особей, а процесс, *sui generis*, который действительно может быть связан с началом эмбрионального развития, но который также может происходить независимо от него, как мы видим в случае одноклеточных организмов. Если, с одной стороны, мы видим, что развитие спор и партеногенетических яйцеклеток происходит независимо от амфимиксиса, а с другой стороны, амфимиксис происходит без размножения у одноклеточных организмов, мы должны рассматривать два явления, амфимиксис и размножение, как процессы особого рода, которые, однако, могут происходить в ассоциации и взаимозависимости друг от друга.

Случайно человеческое наблюдение первым выявило последний факт и поэтому так долго заставляло нас принимать идею о том, что *оплодотворение*, то есть амфимиксис, и *развитие*, то есть размножение, - это одно и то же; и таким образом, даже сейчас есть много натуралистов, которые не могут избавиться от идеи, что амфимиксис, если и не пробуждение жизни, то, по крайней мере, процесс *обновления* жизни, так называемый "процесс омоложения".

Более десяти лет назад^[14] Я оспаривал эту точку зрения, и с тех пор факты, которые делают ее несостоятельной, становятся все более и более очевидными. Несмотря на это, я вижу, что многие уважаемые натуралисты все еще придерживаются его, по крайней мере в измененной форме, и поэтому не кажется излишним обсудить его более подробно.

^[14] *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie*, Jena, 1886.

Я уже отмечал, что при конъюгации мы наблюдаем амфимиксис без размножения, а также при размножении спор и партеногенетических яйцеклеток без амфимиксиса, и я не сомневаюсь, что каждый непредвзятый критик признает это; многие из нас, однако, не лишены предубеждения, но находятся под влиянием более ранних идей, так что они не могут забыть, что долгое время считалось, что оплодотворение было необходимым условием развития; поэтому они рассматривают деления, которые возобновляются рано или поздно после конъюгации и которые могут повторяться сотни раз, *как обусловленные влиянием окружающей среды. предшествовавшая им конъюгация*, и сравните их с серией клеток, которые у многоклеточных ведут от оплодотворенной яйцеклетки к полностью сформировавшемуся животному. Они рассматривают обе серии клеточных поколений как цикл развития, который ведет от оплодотворения к повторному оплодотворению, от конъюгации к конъюгации и который был бы невозможен ни без оплодотворения, ни без конъюгации.

Эта пьеса с идеей "цикла" живо напоминает мне аналогичную фантастическую пьесу времен столь презируемой "Натурфилософии" столетней давности. Подобно тому, как люди пытались найти аналоги "солнечной" и "планетарной" систем в животных и растениях и полагали, что они что-то сказали, когда сравнили подвижных животных с планетами, а сидячие растения с солнцем (!), так и теперь предполагается, что более глубокое понимание было достигнуто благодаря признанию циклов развития. Во что бы то ни стало давайте

рассматривать развитие многоклеточного организма как циклическое; оно снова возвращается к своей исходной точке, но это объясняет силы, производящие цикл, и, следовательно, значение оплодотворения не больше, чем сравнение с вращающимися планетами объясняет причины передвижения у животных. С таким же основанием можно было бы предположить, что цикл развития начинается с партеногенетической яйцеклетки, и тогда весь вывод фантастической идеи цикла в отношении значения оплодотворения рушится, поскольку в этом случае цикл начинается без оплодотворения. Предпринимаются попытки преодолеть эту трудность, показывая, что во многих случаях партеногенез регулярно или нерегулярно чередуется с половым размножением, как у водяных блох (дафний), тлей и так далее. Предполагается, что таинственной омолаживающей силы амфимиксиса хватит на несколько поколений, что является чисто необоснованным предположением, которое также находится в открытом противоречии с фактами. Ибо существуют виды, которые в настоящее время размножаются исключительно партеногенезом, например, среди растений - ряд грибов, среди животных - несколько видов ракообразных. Относительно последних можно продемонстрировать, что много веков назад они размножались половым путем, поскольку у них все еще есть мешочек, служащий для приема сперматозоидов, но этот мешочек остается пустым, поскольку сейчас нет самцов, по крайней мере, ни в одной среде обитания известного нам вида. К этому набору относится обитатель стоячей воды, *Limnadia hermanni*, вид ракообразных, который тридцать лет назад был найден сотнями, причем все женского пола, близ Страсбурга, а также множество мелких остракодов (*Cypris*), обитающих преимущественно на илистом дне наших прудов и болот. Я разводил одного из них (*Cypris reptans*) в многочисленных аквариумах в течение шестнадцати лет, в течение которых сменилось около восьмидесяти поколений, и за все это время ни один самец так и не появился, а в сперматозоидном мешке самки никогда не было сперматозоа. Последствия "омолаживающей" силы амфимиксиса, которые, как предполагалось, имели место ранее, в этом случае действительно должны были быть стойкими!

По этим причинам мне кажется бесполезным проводить сравнения между циклом развития одноклеточных организмов и онтогенезом многоклеточных организмов. Оба процесса действительно имеют много общего — длинный ряд клеток, затем прерывание делений и возникновение амфимиксиса, — так что мы вполне можем говорить о циклическом развитии в физиологическом смысле, поскольку определенные внутренние условия периодически повторяются и вынуждают организм к конъюгации, но мы не должны предполагать, что в этом есть нечто большее, чем, например, в "циклическом развитии" человека, которое состоит в том факте, что он периодически испытывает побуждение принимать пищу. Чувство голода, которое заставляет его делать это, является сигналом, предупреждающим организм о том, что пришло время ввести свежий горючий материал для обмена веществ. Точно так же после долгого ряда поколений инфузорий возникает необходимость в конъюгации; вся колония страдает от "эпидемии конъюгации", и животные объединяются в пары; тем временем мы не знаем почему и должны довольствоваться формулировкой того, что можно наблюдать, а именно, что *ядерные вещества двух особей таким образом смешиваются в каждом конъюгате*.

Очевидно, что импульс к сопряжению является сигналом в том же смысле, что и чувство голода, и мы хорошо знаем от высших животных, какое мощное влияние он оказывает, влияние едва ли менее мощное, чем влияние голода. In Schiller's words, 'Durch Hunger und durch Liebe, erhält sich dies Weltgetriebe.'

Мы можем достаточно ясно видеть, почему Природа должна была наделить животных чувством голода, но причина необходимости спаривания не так ясна; пока мы можем только

сказать, что оно должно иметь некоторое значение для поддержания форм жизни, поскольку только то, что выполняет определенную цель, может быть установлено надолго.

Позже я вернусь к проблеме значения "полового размножения" и попытаюсь более глубоко проникнуть в смысл его установления; пока же я должен ограничиться тем, что показал его значение в соединении наследственных субстанций двух индивидуумов и в то же время опроверг теорию "омолаживающей силы" амфимиксиса. Я использую это выражение в его первоначальном смысле, который указывает на то, что всякая жизнь постепенно изнашивается и вымерла бы, если бы ее не разжигал амфимиксис — можно сказать, искусственное создание Природы. Эта концепция основана на том факте, что клетки многоклеточного организма обладают по большей части лишь ограниченной продолжительностью жизни, поскольку они израсходованы жизненными процессами, распадаются и умирают, одни раньше, другие позже. Поскольку замечено, что все настоящие соматические клетки, по крайней мере у высших животных, подчиняются этому закону смертности, но зародышевые клетки — нет, и что, более того, зародышевые клетки развиваются только при оплодотворении, считается, что причина потенциального бессмертия зародышевых клеток кроется в амфимиксисе, и делается вывод о "омолаживающей" силе оплодотворения или, в более общем смысле, амфимиксиса. Как бы мистично это ни звучало и как бы мало это ни согласовывалось с нашими механистическими представлениями об экономии жизни, до самого недавнего времени это была широко распространенная точка зрения, хотя, возможно, сейчас от нее отказались многие, кто раньше ее придерживался, и она была незаметно видоизменена в совершенно иную концепцию, для обозначения которой слово "омоложение" сохранено, но с измененным значением простого "усиления метаболизма" или "конституции". Многими авторами, действительно, два значения этого слова не разделены четко. Позже я вернусь к измененному значению слова "омоложение", а пока придерживаюсь первоначального значения этого слова, которое подразумевает обновление жизни, которая в противном случае прекратилась бы.

Это значение, казалось, прочно закрепилось, когда около пятнадцати лет назад французский исследователь Мопаса опубликовал свои замечательные наблюдения о спаривании инфузорий. Они, по-видимому, показывали, что колонии инфузорий, которым искусственно препятствовали спариванию, постепенно вымирали; конечно, не сразу, а через много, часто несколько сотен поколений; в конечном счете начиналась дегенерация всех животных в таких колониях, которая заканчивалась только их полным вымиранием. Сам Мопасс интерпретировал это как *старческую дегенерацию*, которая произошла из—за того, что была предотвращена конъюгация, и поэтому он рассматривал конъюгацию как "*кариогамное объединение*", омоложение и, следовательно, средство предотвращения старения и окончательного отмирания особей — короче говоря, предотвращения естественной смерти, которой, по его мнению, они были бы в противном случае подвержены. Эта концепция была встречена общим одобрением, и есть много людей, которые все еще рассматривают спаривание как процесс, посредством которого обновляется способность к жизни, — точка зрения, которую я должен оспаривать так же решительно, как и несколько лет назад.

Во-первых, наблюдения, на которых основана эта теория, допускают другую интерпретацию, совершенно отличную от той, которая считалась единственно возможной. Маупас предотвратил спаривание, возможно, не потому, что он изолировал особей и их потомство, а потому, что поставил всю колонию ближайших родственников в необычные условия, когда спаривание вот-вот должно было начаться, а именно, снабдив их особенно обильной пищей.

Затем необходимость в конъюгации отпала, поскольку, наоборот, она могла быть вызвана в любой момент в колонии голодом. Но это искусственные условия, и действительно, размножение инфузорий в течение нескольких месяцев в небольшом количестве воды на предметном стекле, безусловно, не соответствует естественным условиям. Мы должны восхищаться мастерством исследователя, который смог поддерживать жизнь своих колоний в течение месяцев и лет в таких искусственных условиях, но мы можем рискнуть усомниться в том, что судьба вымирания, которая в конечном итоге постигла их, действительно была обусловлена отсутствием спаривания, а не неестественностью условий.

В любом случае повторение и модификация экспериментов Маупаса очень желательно и имело бы долговременную ценность[15].

[15] С тех пор, как вышеизложенное было написано, Калкинс провел серию новых экспериментов, результаты которых в нескольких отношениях отличались от результатов экспериментов Маупаса. Когда его культуры инфузорий начинали слабеть, что случалось часто и с нерегулярными интервалами, он всегда мог вернуть их к более энергичной жизни, изменив рацион питания, и особенно заменив настои сена тертым мясом, печенью и тому подобным. Определенные соли также оказывали тот же эффект: животные снова становились совершенно бодрыми. Калкинс считает, что химические вещества, и особенно соли, должны время от времени поступать в протоплазму. Он вырастил 620 поколений *Paramecium* без конъюгации. Но 620-е было слабым и лишенным энергии. Добавление экстракта овечьих мозгов снова сделало их совершенно свежими и энергичными. Желательны дальнейшие эксперименты в этом направлении, но, согласно исследованиям Калкинса, вполне вероятно, что инфузории могут продолжать жить неограниченное время даже без спаривания.

Давайте, однако, предположим на данный момент, что наблюдения Маупаса были не только правильными, в чем я не сомневаюсь, но и что они были правильно истолкованы. Смогут ли они в таком случае предоставить доказательство того, что амфимиксис означает восстановление жизненной силы? На мой взгляд, ни в малейшей степени.

На первый взгляд, конечно, кажется, что это правда; колония, которой препятствуют спариванию, продолжает размножаться в течение значительного времени, часто даже в течение сотен поколений, но это можно сравнить с голодающими, жизнь которых не прекращается сразу, если чувство голода не утолено.

Эти эксперименты, безусловно, показали, что инфузории, которым было запрещено спариваться, не способны к неограниченной персистенции. Но даже это никоим образом не доказывает, что амфимиксис обладает способностью омолаживать жизнь, а просто то, что эти животные приспособлены к спариванию и что они дегенерируют без него, точно так же, как погибает сперматозоид или яйцеклетка, если они не достигают амфимиксиса.

Мои оппоненты считают аксиомой, что жизненное движение должно остановиться само по себе и что поэтому ему требуется помощь. Даже такой выдающийся специалист по простейшим, как Бютчли, утверждает, что организмы не являются *perpetua mobilia*, и если вспомнить теорию физика о невозможности вечного двигателя, это на первый взгляд выглядит как серьезное возражение. Но всегда ли организм остается одним и тем же, пока он жив, подобно маятнику, который трение заставляет раскачиваться все медленнее и медленнее, пока, в конце концов, не остановится? Мы точно знаем, что явления жизни возникают в результате непрерывного процесса горения, за которым следует постоянная

замена израсходованных частиц новыми; мы знаем, что жизнь зависит от непрерывного обмена веществ, который каждое мгновение вызывает изменения в материальной основе организма, так что он постоянно становится новым.

Позже я попытаюсь показать, что клетки не могут быть основными элементами организма, но что жизненные единицы, видимые в микроскоп, должны состоять из более мелких невидимых единиц. Следовательно, они подвергаются "метаболизму", который обуславливает их размножение и разрушение, и этот "метаболизм" следует рассматривать не только в накоплении и расщеплении "альбуминоидных веществ", как говорят физиологи, но и в чередовании между многократным увеличением и растворением этих мельчайших жизненно важных частиц. Поэтому мне кажется, что движение жизни, будь то в одноклеточном или в многоклеточном организме, следует сравнивать не с одним маятником, а с бесконечным числом маятников, которые незаметно сменяют друг друга в ходе метаболизма, всегда приводя к одному и тому же результату, который, следовательно, может продолжаться *до бесконечности*. Предположим, тогда, что мы обладаем нашей нынешней концепцией жизни как процесса горения и метаболизма как средства, которое постоянно обеспечивает получение нового горючего материала в форме новых жизненных частиц, но что мы ничего не знаем о многоклеточных организмах и их временном существовании, а знакомы только с одноклеточными организмами и их неограниченным размножением путем деления. Если бы мы тогда сделали наблюдение, что все многоклеточные организмы смертны, подвержены естественной и неизбежной смерти, это поначалу показалось бы нам совершенно непонятным, поскольку мы должны были бы знать, что и в них огонь жизни постоянно подпитывается за счет поступления нового горючего материала. Не потенциальное бессмертие одноклеточных организмов показалось бы нам тогда замечательным и удивительным, а ограничение жизни многоклеточных организмов — наступление естественной смерти. Кто знает, не скажут ли в таком случае многие из тех исследователей, которые изучали только одноклеточные организмы, прямо противоположное тому, что сказал Бютчли, что у многоклеточных организмов не может быть естественной смерти, поскольку одноклеточные организмы доказывают нам, что жизнь - это бесконечная цепь преходящих мельчайших жизненных единиц?

Более того, наши физиологи все еще далеки от того, чтобы объяснить естественную смерть многоклеточных организмов снизу — я имею в виду, исходя из знания ее необходимых причин; напротив, они исходят из известного факта естественной смерти и причин, лежащих в ее основе; и таким образом они пришли к идее, несомненно правильной, что соматические клетки организма постепенно настолько изменяются своей собственной активностью, что в конечном итоге оказываются неспособными больше функционировать и должны отмирать. Следовательно, если бы мы не были знакомы со смертью, мы не смогли бы сделать вывод о ней из наших физиологических знаний, и еще меньше из наших знаний о одноклеточных.

Поскольку наше понимание на самом деле возросло, начав со смертных многоклеточных организмов, и лишь позже дошло до одноклеточных организмов, мы можем понять происхождение вывода, сделанного из смертности многоклеточных организмов, о том, что одноклеточные организмы также неспособны продолжать неограниченное обновление материала и жизненных частиц, и что, следовательно, они были бы подвержены естественной смерти, если бы природа не нашла в конъюгации "лекарство" от "физиологических трудностей, которые автоматически и неизбежно вытекают из строения и непрерывного функционирования" даже одноклеточных организмов. организмы.

Но мы напрасно просим хотя бы тени доказательства этой замечательной концепции; это аксиома, выведенная из наших знаний о естественной смерти среди многоклеточных

организмов и подкрепленная ошибочным применением идеи "вечного двигателя". Можем ли мы считать доказательством этого, если будет обнаружено, что все одноклеточные организмы приспособлены к спариванию?

Позже мы увидим, что амфимиксис обладает совершенно иным и, несомненно, очень важным эффектом, а именно тем, что он увеличивает способность вида к адаптации; и эффект обновления жизни в смысле Бютчли можно было бы приписать ему дополнительно, только если бы предположение о необходимости естественной смерти у одноклеточных организмов не противоречило прямо очевидным фактам дела; но это именно то, что есть.

Мы знакомы с такими противоречивыми фактами, возможно, не среди самих одноклеточных, где трудно получить прямые доказательства, а в отношении зародышевых клеток многоклеточных организаций, которые соответствуют одноклеточным организмам. Мы знаем, что при определенных обстоятельствах яйцеклетка способна сохраняться сама по себе — в случаях партеногенеза, — как же тогда мы можем заключить, что амфимиксис в случае многоклеточных зародышевых клеток является причиной их способности к развитию? Мне кажется, мы можем только заключить, что их способность к развитию обычно связана с возникновением амфимиксиса. Таким образом, в отношении одноклеточных мы можем заключить, что их неограниченная способность к размножению связана с возникновением амфимиксиса, но не то, что амфимиксис является причиной этой способности или что он подразумевает возрождение жизни. Если бы одноклеточные организмы могли стать бессмертными с помощью амфимиксиса, тогда было бы доказано то, что я утверждаю: они обладают потенциальным бессмертием; но если бы они им не обладали, никакое изобретение в мире не смогло бы дать им его; амфимиксис мог быть в лучшем случае лишь условием, с выполнением которого было связано осознание их бессмертия.

Можно спросить, как же тогда амфимиксис может быть условием их выживания? почему инфузории, которые не спряглись в нужное время, должны быть обречены на вымирание? И с точки зрения наших нынешних знаний я так же мало способен дать точный ответ, как и мои оппоненты. Но я могу привести один в отношении амфимиксиса многоклеточных организмов, поскольку в отношении них мы знаем, что каждая из зародышевых клеток - мужская и женская, — соединяющихся при оплодотворении, сама по себе неспособна к развитию и обречена на гибель: сперматозоид, потому что он слишком мал по массе, чтобы быть способным к развитию всего организма, и яйцеклетка, потому что для того, чтобы стать способной к оплодотворению, она должна претерпеть определенные изменения, которые делают ее неспособной к независимому развитию. Мы видели, что после завершения двух созревающих делений яйцеклетка больше не содержит механизма деления, поскольку центросфера распадается после второго деления; следовательно, эмбриональное развитие может начаться только тогда, когда в яйцеклетку введена новая центросфера, и это обычно вызывается оплодотворением, то есть входом сперматозоида, ядро которого сопровождается центросферой.

Таким образом, амфимиксис рассматривается как фактически условие развития. Но теперь мы знаем, что яйцеклетка может освободиться от этого состояния, пройдя только часть процессов созревания, которые связаны с последующим амфимиксисом, и, таким образом, сохранив свою собственную центросому. Нет ничего более поучительного в этой связи, чем уже кратко рассмотренные нами случаи факультативного или эпизодического партеногенеза. Мы видели, что у некоторых насекомых, например у шелкопряда, иногда среди тысяч неоплодотворенных яиц встречаются несколько, из которых развиваются маленькие гусеницы. Если мы исследуем большое количество таких неоплодотворенных яиц, мы нередко находим среди них несколько, которые, хотя и не прошли весь путь развития, по

крайней мере прошли более ранние стадии, и другие, которые, возможно, продвинулись несколько дальше, а затем остановились; короче говоря, мы можем видеть, что некоторые из этих яиц были способны к партеногенетическому развитию, хотя и в разной степени.

Причина этой партеногенетической способности еще не была определенно определена наблюдениями, но мы вряд ли ошибемся, если будем искать ее в том факте, что центросфера яйцеклетки не всегда погибает немедленно и полностью во время созревания и может сохраняться, редко в своей целостности, но иногда в ослабленном состоянии. Будущие наблюдения, вероятно, выявят некоторые различия в размере или астерообразующей способности центросфер таких яйцеклеток; в любом случае наибольший интерес представляет тот факт, что стимулы различного рода - механические или химические — могут усилить исчезающую центросферу яйцеклетки, хотя пока мы далеки от того, чтобы сказать, как это происходит.

Уже упомянутые эксперименты Тихомирова, Леба и Винклера дают нам, по крайней мере, указание на то, как мы должны представлять себе происхождение партеногенеза, а именно, благодаря тому факту, что предотвращается разрушение аппарата деления, введенного ради принудительного амфимиксиса. Незначительные изменения в химическом составе яйцеклетки, подобные тем, которые искусственно вызываются в яйцеклетке морского ежа введением бесконечно малого количества хлорида магния (Леб), в яйцеклетке шелкопряда трением или серной кислотой (Тихомиров) или в яйцеклетке морского ежа дополнительным количеством спермы того же животного (Х. Винклер), приведут к этой модификации, и будет индуцирован нормальный партеногенез.

Следовательно, для яйцеклетки амфимиксис, безусловно, не является фактором обновления жизни или омоложения; он появляется как таковой только потому, что природа сделала этот процесс обязательным, сделав две объединяющиеся клетки неспособными развиваться каждая сама по себе. Как мы видели, это верно и для сперматозоида, ибо, хотя он содержит центросферу и был бы способен к делению, насколько это возможно, однако почти у всех животных и растений он состоит из такого минимального количества живой материи, что сам по себе не способен создать новый многоклеточный организм. Только у одной водоросли (*Ectocarpus siliculosus*) было замечено, что партеногенетически при определенных обстоятельствах может развиваться не только женская зародышевая клетка, но и мужская. В данном случае, однако, разница в размерах между ними невелика, и примечательно, что мужское растение, в соответствии с меньшим размером зоосперма, имеет тенденцию быть несколько слаборазвитым организмом.

Если в отношении многоклеточных организмов мы вынуждены прийти к выводу, что амфимиксис не обеспечивает яйцеклетке способность к развитию, а, напротив, способность к развитию у яйцеклетки отнимается, так что амфимиксис может быть, так сказать, принудительным, не должны ли мы предположить нечто подобное и для одноклеточных организмов? Не может ли амфимиксис быть сделан обязательным и в их случае, поскольку инфузории при подготовке к спариванию претерпевают изменения, которые делают их неограниченную персистенцию возможной только при условии, что они спрягаются? На мой взгляд, разделение труда в ядре, которое дифференцируется на макронуклеус и микроядро, и преходящий характер первого, можно рассматривать как адаптацию в этом направлении. В любом случае, поразительно, что орган, который в противном случае существует неограниченно среди одноклеточных организмов, ядро, здесь подвержен естественной смерти подобно организму многоклеточных организмов, что оно распадается и должно быть преобразовано из микроядра, которое в данном случае единственное наделено потенциальным бессмертием. Я склонен рассматривать это как механизм принудительной

конъюгации, поскольку только после конъюгации микроядро образует новое макронуклеус, хотя последнее необходимо для жизни, как мы видим из экспериментов по искусственному разделению инфузорий.

Предположим, нам нужно было создать мир жизни, и нам сказали, что амфимиксис должен — где это возможно — периодически применяться ко всем одноклеточным и многоклеточным организмам, что мы могли бы сделать лучше, чем разработать устройства, которые исключали бы возможность дальнейшей жизни особей, которые по воле случая или конституции не могли достичь амфимиксиса? Но будет ли тогда амфимиксис причиной персистенции или принципом омоложения?

Я не вижу, чтобы для такого предположения могли быть какие-либо основания, кроме стойкой и, вероятно, обычно бессознательной приверженности унаследованной и глубоко укоренившейся идее динамического значения "оплодотворения", возможно, уже не в ее первоначальной форме, которая рассматривала сперму как жизненную искру, пробуждающую новую жизнь в мертвой яйцеклетке, а в модифицированной форме "омолаживающей" силы амфимиксиса.

Совсем недавно была предпринята попытка изменить представление об "омолаживающем" эффекте амфимиксиса таким образом, чтобы оно означало только преимущество, а не фактическое условие стойкости. Хартог, в частности, допускает столь многое, что возникновение чисто бесполого и чисто партеногенетического размножения исключает возможность нашего рассмотрения процесса амфимиксиса как условия поддержания жизни. Но тогда мы также должны перестать рассматривать "старение" и отмирание инфузорий, которым было запрещено спариваться, как результат первичного строения живой субстанции, и должны полностью отказаться от вводящего в заблуждение выражения "омоложение".

Если мы сосредоточим наше внимание на бесчисленных видах клеток высших организмов и на многоклеточных организмах как неповрежденных единствах, мы увидим, что все они отмирают, что они подвержены естественной смерти, то есть прекращению жизненного движения по внутренним причинам, однако никто, вероятно, не отнесет их преходящесть к тому факту, что они не вступают в амфимиксис. Мы находим вполне "понятным", что клетки нашего тела рано или поздно должны быть израсходованы в результате их собственной функции, хотя мы очень далеки от того, чтобы продемонстрировать необходимость этого и, следовательно, действительно "понять" это.

Только с точки зрения полезности мы можем понять возникновение естественной смерти; мы видим, что зародышевые клетки *должны* быть потенциально бессмертными, подобно одноклеточным организмам, но что клетки, составляющие ткани тела, *могут* быть преходящими, и действительно, *должны* быть таковыми в интересах их дифференциации — часто значительной и в одном направлении, — которая определяет услуги, которые они оказывают организму. Им требовалось стать настолько дифференцированными, чтобы они не могли продолжать жить неограниченно, и они действительно стали настолько дифференцированными, потому что только так могла стать возможной постоянно возрастающая функциональная способность всего организма; но они умирают не потому, что "им отказано в омоложении посредством амфимиксиса, а потому, что их физическая конституция такова, какова она есть". И мы должны аналогичным образом объяснить смерть всего многоклеточного индивидуума. Когда в предыдущем исследовании мы пытались установить неограниченную продолжительность жизни, потенциальное бессмертие одноклеточных организмов, мы отметили, что вечное продолжение жизни тела

многоклеточных организмов, безусловно, не может быть необходимостью, поскольку продолжение существования этих форм жизни обеспечивается их зародышевыми клетками. Сохранение тела даже не может рассматриваться как полезное с какой-либо точки зрения. А то, что бесполезно для той или иной формы жизни, *не возникает в результате длительной адаптации*, что, конечно, не означает, что бессмертие многоклеточных организмов, таких, какими они являются сейчас, вообще было бы возможно. Если бы эти организмы достигли такой высокой степени функциональной способности и структурной сложности, какую они демонстрируют сейчас, они, очевидно, не могли бы одновременно быть приспособлены к вечному существованию жизни.

Это находится в совершенной гармонии со всей нашей концепцией движущих сил в развитии органического мира; постоянно возрастающая функциональная способность структуры проистекала из преимуществ, которые это давало в борьбе за существование, по сравнению с которыми очевидное преимущество бесконечной жизни индивида не имело никакого значения.

Я не буду здесь развивать эту идею. Я просто коснулся этого, чтобы прояснить, что смерть особей во всех многоклеточных организмах не дает нам оснований думать, что неограниченная жизнь зародышевых клеток зависит от особого изобретения природы, такого, каким часто считается амфимиксис. Давайте всегда помнить, что существует партеногенез, и что существуют одноклеточные зародыши (споры), которые никогда не оплодотворяются, и что размножение многих видов животных и растений происходит таким образом вообще без вмешательства амфимиксиса.

Недавно были предприняты попытки доказать, что партеногенез является разновидностью самооплодотворения, и они были основаны на наблюдениях Блох-Манна и Брауэра, которые показали, что у пчелы и у ракообразного, обитающего в соленой воде, *Artemia salina*, сокращающееся при созревании второе деление ядра яйцеклетки не подавляется, а регулярно осуществляется, и что два дочерних ядра, образующихся в результате этого деления, впоследствии соединяются друг с другом. Я уже отмечал, что эти утверждения не соответствуют действительности, по крайней мере, в отношении пчелы. В этом случае второе созревающее деление происходит без какого-либо последующего слияния двух дочерних ядер. Согласно наблюдениям доктора Петрункевича, о которых я уже упоминал и за точность которых я могу поручиться, второе веретено созревания необычно длинное, так что два дочерних ядра очень далеко отстоят друг от друга (рис. 79, Rsp 2), и только внутреннее из двух ядер (K4) становится сегментированным ядром, в то время как внешнее претерпевает удивительную судьбу; оно соединяется с внутренним ядром, которое образуется в результате деления *первой созревающей клетки* (K 2), и из этого соединения, по-видимому, возникают примитивные *половые клетки животного*-наблюдение, теоретическую важность которого можно будет оценить только позже.

Между тем все, что мы можем извлечь из этого, - это определенное недоверие к интерпретации процессов созревания у *Артемии*, которая давалась до сих пор; по крайней мере, мы склонны предположить, что совокупление двух ядер, которое Брауэр наблюдал у *Артемии*, возможно, не привело и там к образованию ядра сегментации, но могло иметь какое-то другое значение.

Но, даже если мы полностью оставим этот момент без внимания, остаются все случаи регулярного партеногенеза, при которых этот способ размножения происходит сам по себе, а не чередуется с половым способом. В них происходит только одно созревающее деление и формируется только одно полярное тело, и, таким образом, не может быть никакой возможности предположить самооплодотворение яйцеклетки.

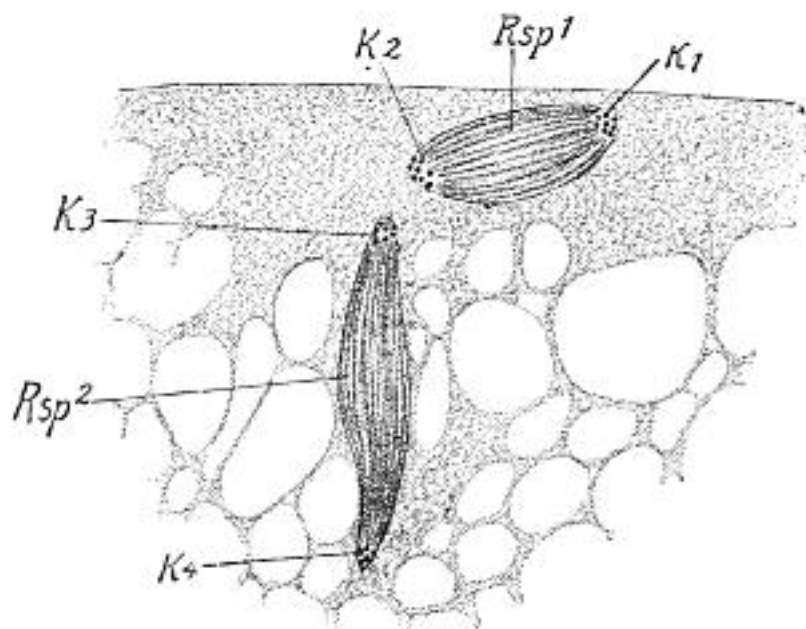


Рис. 79. Два отдела созревания неоплодотворенного (трутнеобразующего) яйца пчелы после Петрункевича. *Rsp 1*, первое полярное тело в делении. *K 1* и *K 2*, два его дочерних ядра. *Rsp 2*, второй направляющий шпиндель. *K 3* и *K 4*, два его дочерних ядра. На последующей стадии *K 2* и *K 3* объединяются, образуя ядро первичной половой клетки. Сильно увеличенный.

Возможно, что мы еще сможем обнаружить виды среди одноклеточных организмов, которые неограниченно размножаются в отсутствие какого-либо амфимиксиса. Р. Хертвиг недавно наблюдал у инфузорий явления, которые он склонен относить к подавлению более ранней привычки к конъюгации и, таким образом, к своего рода партеногенезу. Но даже если будет показано, что амфимиксис регулярно и без исключения играет определенную роль в жизни всех одноклеточных организмов, факты, касающиеся многоклеточных организмов, от этого не пострадают; и, наконец, у нас нет ни малейших оснований предполагать, что процесс амфимиксиса является либо пробуждающим фактором, либо поддерживающим жизнь, и поэтому я возвращаюсь к наиболее существенной части всей проблемы, значению структур хроматина, комбинация которых является несомненным результатом амфимиксиса. Действительно ли они представляют, как мы предполагали ранее, *наследственную субстанцию*, и что мы подразумеваем под этим термином?

Насколько я знаком с литературой и развитием биологических теорий, ботаник Негели был первым, кто вывел из значительной разницы в размерах яйцеклетки и сперматозоида вывод о том, что материальной основой, от которой зависят наследственные тенденции, должно быть *минимальное* количество вещества. Разница особенно велика у животных, даже у тех видов, яйца которых можно назвать маленькими, например, у морских ежей или млекопитающих; даже у них масса сперматозоида составляет едва ли тысячную часть, часто едва ли стотысячную часть массы яйцеклетки. И все же наследство от отца и от матери одинаково велико. Теперь, когда мы знаем, что жизненные силы всегда имеют материальную

основу, ничтожное количество, например, содержится, например, в сперматозоид человека, должно быть, подспудно в нем все наследственные наклонности отца; и неизбежен вывод, что в плодном яйце нет, можно лишь быть не менее минимальный объем вещества, которое является носителем наследственной державы, ибо если бы было больше количества наследственного вещества в плодное яйцо, его мощности передачи также будет больше[16].

[16] Невероятное предположение о том, что наследственная субстанция отца может качественно совершенно отличаться от субстанции матери и, следовательно, может обладать такой же способностью передачи, но при этом занимать гораздо меньше места, я оставляю за скобками вместе взятые.

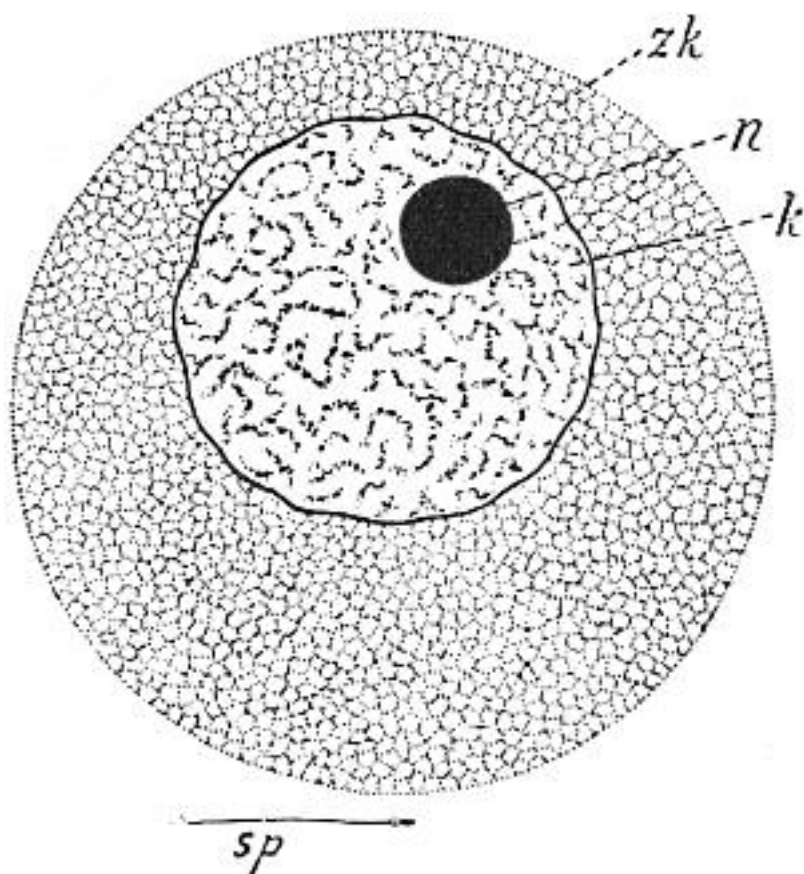


Рис. 69. Яйцеклетка морского ежа (*Toxopneustes lividus*), по Э. Б. Уилсону, *zk*, клеточное вещество. *k*, ядро (так называемый зародышевый пузырь). *n*, ядрышко (так называемое зародышевое пятнышко). Ниже находится сперматозоид того же животного (*sp*), увеличенный в той же пропорции, примерно в 750 раз.



Рис. 68. Схема сперматозоида. По Э. Б. Уилсону. *sp*, вершина. *n*, ядро. *c*, центросфера. *m*, средняя часть. *ax*, аксиальная нить накала. *e*, концевая нить накала.

Если мы зададимся вопросом о той части сперматозоида, которая несет это наследственное вещество, мы можем исключить как хвостовую нить, так и среднюю часть (рис. 68), первую, потому что она, очевидно, выполняет совершенно специальную физиологическую функцию и гистологически приспособлена к этой функции, вторую, потому что из наблюдений за сперматозоидом, который пробился в яйцеклетку, мы знаем, что она содержит центросому, делительный аппарат ядра. Таким образом, остается только "головка" сперматозоида, которая включает в себя ядро, как возможный носитель наследуемого вещества.

Следовательно, мы вынуждены искать наследственную замену ядре. Но наследственная субстанция не может быть скоропортящейся субстанцией, которая при необходимости может раствориться в буквальном смысле этого слова и образоваться заново; следовательно, мы не можем искать ее в ядерной мембране и столь же мало в "ядерном соке", заполняющем ячейки ядерной сети, поскольку материал, от которого зависит наследственность, обязательно должен быть твердым. Негели ясно показал, что мы должны предполагать стабильную, то есть прочную молекулярную архитектуру. Таким образом, остается только ядерный ретикулум с его гранулами хроматина, и когда мы вспоминаем то, что мы узнали о поведении этого вещества хроматина во время деления и амфимиксиса, мы не можем сомневаться, что искомым носителем наследственности содержится в веществе хромосом.

Большая осторожность, с которой хромосомы делятся пополам с помощью сложного аппарата деления, привела нас ранее к тому, что мы рассматривали их как вещество сложных и многообразных качеств, имеющее огромное физиологическое значение; их постоянное число у любого вида и сокращение этого числа до половины с помощью редуцирующих делений позволяют нам заключить, что это постоянные структуры, физиологические и морфологические единицы, которые претерпевают не более чем кажущееся неравномерное рассеивание в состоянии покоя ядра. Наконец, решающим является тот факт, что эти предполагаемые носители наследования встречаются в равных количествах в каждой из конъюгирующих зародышевых клеток, и что это число *всегда*, как у животных, так и у растений, составляет половину от нормального количества, встречающегося в соматических клетках. Логическая необходимость передачи наследственного вещества обоим родителям потомству в равном количестве не может быть удовлетворена более точно, чем тем фактом, что в каждом из половых ядер яйцеклетки содержится половина нормального числа хромосом. Лично я давно был уверен на этом основании, что хромосомы ядра являются наследственной субстанцией, и я выразил свое убеждение по этому поводу почти одновременно со Страсбургером и О. Хертвигом^[17].

^[17] Точнее, мои выводы были опубликованы на несколько месяцев позже, чем выводы названных исследователей (1885). Я думаю, однако, что никто из тех, кто знаком с моими работами за непосредственно предшествующие годы, которые собраны в *Aufsätzen über Vererbung und verwandte biologische Fragen* (Йена, 1892), не будет оспаривать, что идея была достигнута мной независимо. Я придаю этому большое значение, потому что вся моя последующая работа основана на этой идее.

Но есть также физиологическое доказательство значения ядерной субстанции; и этому мы обязаны, опять же, одновременным и независимым исследованиям двух исследователей, М. Нуссбаума и А. Грубера, последний работает в Зоологическом институте здесь (во Фрейбурге) и по моей просьбе. Они провели эксперименты по регенерации одноклеточных организмов и обнаружили, что инфузории, искусственно разделенные на две, три или четыре части, способны создать целое животное из каждой части при условии, что она содержит часть ядра (макронуклеус). Крупная синяя животная раковина, *Stentor coeruleus*, хорошо подходит для таких экспериментов не только из-за своего размера, но и потому, что она обладает очень длинным, похожим на четки ядром, которое можно легко разрезать два или три раза. Когда отрезают кусочек, который не содержит части ядра, он действительно может прожить несколько дней, плавая вокруг и сокращаясь, но он не способен восстановить утраченные части и, таким образом, сформировать целое животное, и он погибает. Следовательно, именно в ядре мы должны искать вещество, которое придает

материалу тела клетки особую форму и организацию, а именно форму и организованность ее предков. Но это именно концепция наследственной субстанции, или идиоплазмы (Негели). Некоторые современные биологи отрицают, что существует какая-либо наследственная субстанция *сама по себе*, и полагают, что вся зародышевая клетка, клеточное тело и ядро вместе влияют на передачу. Но хотя следует признать, что ядро без тела клетки не может выражать наследственность в не большей степени, чем тело клетки без ядра, это зависит от того факта, что ядро не может жить без тела клетки; если его извлечь из клетки и поместить, скажем, в воду, оно лопнет и растворится. Но тело клетки без ядра продолжает жить, хотя, конечно, всего несколько часов или дней, и его метаболизм прекращается только тогда, когда он останавливается из-за неспособности заменить израсходованный материал питанием. Таким образом, аргумент, используемый теми, кто отрицает существование наследственной субстанции, соответствовал бы тому, если бы мы отрицали, что человек обладает мыслящей субстанцией, и утверждали, что он мыслит всем своим телом и даже что мозг не может мыслить сам по себе без тела.

Я убежден, что столь же ошибочно утверждать, что каждая часть организма должна содержать наследственные тенденции в одинаковой степени, или что у одноклеточных организмов клеточное тело так же важно для наследования, как и ядро (Конклин). Если кто-то испытывает какие-либо сомнения по этому поводу, то стоит только вспомнить вывод Нагели из мельчайших размеров сперматозоида, что наследственное вещество должно быть минимальным в количестве. Но даже теоретически нет ни малейшего основания предполагать, что тело клетки, так же как и ядро, обладает наследственными качествами, поскольку в целом мы находим, что функции распределены между определенными веществами и частями всего организма, и именно от этого разделения труда зависит вся дифференциация организма. И почему бы этому принципу не быть примененным именно здесь, где речь идет о наиболее важной из всех функций? Почему все живое вещество должно быть наследственным веществом? Хотя Нагели думал о своей "идиоплазме" иначе, чем мы сейчас думаем о наследственной субстанции, хотя он ошибочно представлял ее в виде нитей, проходящих параллельным курсом через клеточное вещество и образующих связанную сеть по всему телу, он совершенно верно распознал, по крайней мере, настолько, что существуют две большие категории живой субстанции — наследственная субстанция, или идиоплазма, и "питательная субстанция", или трофоплазма, и что первая намного меньше по массе, чем вторая. Теперь мы добавим к этому, что идиоплазму следует искать в ядре клетки и, действительно, в гранулах хроматина ядерной сети и хромосом.

Но неопровержимое доказательство того факта, что наследственным веществом является *только* ядерное вещество, было предоставлено, когда оказалось возможным ввести в неядерный фрагмент зрелой яйцеклетки одного вида ядро другого родственного вида и когда было замечено, что личинка, развившаяся из обработанной таким образом яйцеклетки, принадлежала к *второму* виду. Бовери провел этот эксперимент с яйцеклеткой и сперматозоидом двух видов морских ежей и полагал, что ему удалось получить из неядерных фрагментов яйцеклетки первого вида, оплодотворенных спермой второго, личинки этого второго вида; но, к сожалению, более поздние контрольные эксперименты, проведенные несколькими исследователями, особенно Зелигером, показали, что этот результат нельзя рассматривать как вполне определенный.

Я должен еще раз подчеркнуть, что я далек от того, чтобы рассматривать клеточную протоплазму яйцеклетки как безразличную субстанцию. Это, безусловно, не только важно, но и необходимо для развития эмбриона, и у него, несомненно, есть свой специфический характер, как и у любого другого вида клеток. Она представляет собой, так сказать, матрицу и

питательную среду, в которой только наследственная субстанция может раскрыть свои удивительные способности; она развивалась исторически, как и любой другой вид клеток, но она содержит не что иное, как унаследованные качества только этого вида клеток - протоплазмы, а не других клеток организма.

Но хотя сущность оплодотворения заключается, как мы видели, в соединении наследственной субстанции двух особей, а не в "оживлении" яйцеклетки, мы вполне можем говорить об ускорении оплодотворения в другом смысле, если мы имеем в виду импульс к эмбриональному развитию, поскольку на самом деле он обеспечивается входом ядра сперматозоида с его центросферой в яйцеклетку. Но даже этот импульс при определенных обстоятельствах может быть дан другим способом, и, конечно, его пробуждение - это не *цель* оплодотворения, а только условие, без которого цель, объединение двух видов ядерной субстанции, не могло быть достигнуто. Нет никаких указаний на то, что это "оживление" яйцеклетки было бы необходимо по какой-либо другой причине, за исключением того, что *ранее яйцеклетка была неспособна к развитию*. Не было бы никакого "оплодотворения", если бы смешение наследственных веществ не имело фундаментального значения для органического мира.

Более того, яйцеклетка или фрагмент яйцеклетки могут развиваться и сами по себе, имея только *одно* из половых ядер, и поэтому объединение наследственной субстанции двух клеток не является обязательным для простого получения новой особи.

То, что было замечено в отношении фрагментов яйцеклеток, особенно интересно в этой связи. Эрнсту Циглеру впервые удалось разделить только что оплодотворенную яйцеклетку морского ежа пополам, так что одна половина содержала женское, а другая - мужское пронуклеус. Только последняя содержала центросферу и развила личинку бластулы. Делаж продолжил эти эксперименты и разрезал неоплодотворенную, но зрелую яйцеклетку морского ежа на кусочки, а затем "оплодотворил" кусочки без ядра сперматозоидами. Эти кусочки развились и дали молодых личинок соответствующего вида; таким образом, ясно видно, что даже кусочек зрелой яйцеклетки-протоплазмы - может подвергнуться эмбриональному развитию при условии, что в него проникает ядро, снабженное делительным аппаратом. К сожалению, технически невозможно вырезать такой безъядерный, а затем оплодотворенный фрагмент яйцеклетки так, чтобы одна половина содержала мужское ядро, а другая - его центросферу. Даже без этого *crucis experimentum* мы можем сказать, что половина с мужским ядром не размножалась бы делением, а другая, вероятно, размножалась бы, хотя и не проходила бы через обычный процесс сегментации, потому что отсутствовала наследственная субстанция, абсолютно необходимая для этого.

Но эти и подобные эксперименты доказывают нечто большее, а именно, что ядра сперматозоида и яйцеклетки не представляют, как считалось ранее, первичной и существенной противоположности друг другу, которые могут быть описаны как мужские и женские, но что оба похожи по своей более глубокой сущности и могут заменять друг друга. Они отличаются друг от друга только настолько, насколько различаются клетки, к которым они принадлежат, а именно тем, что они взаимно привлекательны; они находят друг друга и объединяются, а затем продолжают развиваться, чего каждая из них ранее не могла делать сама по себе. Как бы ни различались сперматозоид и яйцеклетка по размеру, строению и поведению, в отношении основных признаков они схожи; они имеют соотношение - как я выразился двадцать лет назад - 1:1; то есть, *они оба содержат равное количество по существу сходного наследственного вещества*, и качество этого вещества варьируется лишь индивидуально. Следовательно, мы должны говорить не о "мужском" и "женском" ядре, а об "отцовском" и "материнском" ядре.

Все более поздние эксперименты по "мерогонии", то есть по развитию фрагментов яйцеклетки, подтверждают эту точку зрения. Таким образом, Бовери уже наблюдал, что даже небольшие кусочки яйцеклеток морского ежа, которые не содержали ядра яйцеклетки, развились после попадания в них сперматозоида в маленьких, но в остальном нормальных личинок этого вида. Совсем недавно Ганс Винклер доказал то же самое для яйцеклеток растений, разделив яйцеклетку морской водоросли (*Cytosira*) на две части, затем оплодотворив их водой, содержащей сперматозоиды, в результате чего он получил из обеих частей, зародышевой и безъядерной, эмбрион нормального внешнего вида. В последнем случае это могло быть только "отцовское" ядро, которое направляло развитие.

Подводя итог. Наше исследование значения амфимиксиса привело нас к выводу, что оно заключается в объединении двух равных компонентов наследственной субстанции, внесенных двумя разными индивидуумами, в одно объединенное ядро, и что единственным непосредственным результатом этого является *сочетание наследственных тенденций двух индивидуумов в одном*. Среди многоклеточных организмов эта единственная особь двойного происхождения всегда подразумевает начало новой жизни, поскольку амфимиксис неразрывно связан с размножением, и даже среди одноклеточных организмов вряд ли можно оспаривать тот факт, что две инфузории, которые разделяются после конъюгации, уже не те, что были раньше. После амфимиксиса они должны содержать комбинацию наследственных веществ, отличную от той, что была у них раньше, и это должно воспроизводить части животного в несколько измененной форме. Теоретически это не вызывает сомнений, хотя вряд ли может быть установлено наблюдением.

Таким образом, теперь мы знаем, что такое "оплодотворение". Трудями последнего десятилетия была сорвана завеса с тайны природы, которая на протяжении тысячелетий казалась человечеству неприступной; разрешена загадка, на разгадку которой несколько столетий назад люди даже не смели надеяться. Немало людей приняли участие в этих трудах; некоторых я уже назвал, но я не могу здесь упомянуть всех, кто участвовал в этом достижении путем наблюдения или размышления. Тот, кто помог ему хотя бы на один шаг, может сказать себе, что он принял активное участие в достижении того, что следует назвать существенным прогрессом в человеческом знании.

Но в науке о природе каждое новое решение подразумевает возникновение новой загадки, и мы немедленно сталкиваемся с проблемой: почему природа в ходе эволюции внедрила этот процесс смешения различных наследственных веществ почти повсюду в органическом мире? Это, однако, проблема, к которой мы не можем приступить, пока не познакомимся более полно с феноменами наследования и не попытаемся вернуться от них к природе наследственной субстанции. Короче говоря, мы должны разработать теорию наследственности.

ЛЕКЦИЯ XVII

ТЕОРИЯ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ

Концепция "id", выведенная из процесса оплодотворения—Наследственная субстанция, "идиоплазма" и "зародышевая плазма"—"Idants"—Эволюция или эпигенез—Однородное

зародышевое вещество Герберта Спенсера—Детерминанты—Иллюстрации: *Lusæna agestis*—Бабочки—листовертки-Метаморфозы насекомых, конечности сегментированных животных—Гетеротопия—Конечные живые единицы или биофоры—Количество детерминант—Стрекательный орган кузнечика.

Продолжая излагать теорию наследственности, которая сформировалась в моем сознании в ходе моего собственного научного развития, я хотел бы начать с указания на то, что наследственное вещество зародышевой клетки животного или растения содержит не только первичные составляющие (*Анлаген*) одной особи данного вида, но скорее составляющие нескольких, часто даже многих особей. То, что это так, можно доказать несколькими способами.

Я начинаю с того, что считаю доказанным утверждением, что вещество хроматина ядра является наследственным веществом. Мы видели, что это присутствует в зародышевых клетках каждого вида в виде определенного числа хромосом и что в зародышевых клетках, предназначенных для оплодотворения, то есть в половых клетках, это число сначала уменьшается до половины, причем уменьшение осуществляется, как теперь доказано в отношении целого ряда животных, двумя последними клеточными делениями, так называемыми половыми делениями.

Мы знаем, что полного числа хромосом можно достичь только в результате амфимиксиса, при котором половинное число хромосом в мужской и женской зародышевых клетках объединяется в единую клетку, "оплодотворенную яйцеклетку", и в единое ядро, так называемое ядро сегментации. Таким образом, наследственное вещество ребенка формируется наполовину из отцовского, наполовину из материнского наследственного вещества, и мы видели, что это остается таковым в течение всего развития ребенка, поскольку при каждом последующем клеточном делении каждая из отцовских и каждая из материнских хромосом удваивается при делении, и полученные половины распределяются между двумя дочерними ядрами.

Теперь, если полное наследственное вещество зародышевой клетки до редуцирующих делений потенциально содержит все первичные составляющие организма, что является само собой разумеющимся, то из этого следует, что после редуцирования каждая зародышевая клетка должна либо содержать только половину первичных составляющих родителей, либо все первичные составляющие должны содержаться в половинном числе хромосом. Последнее представляется мне единственно возможным предположением, как я немедленно покажу, и это равносильно утверждению, что первичные составные части по крайней мере двух полных особей должны содержаться в хромосомах ядра сегментации.

Правильность этого вывода очевидна из того факта, что из яйцеклетки развивается целое, то есть совершенная особь со всеми ее частями, а не дефектная. Ибо предположим, что каждая зрелая зародышевая клетка содержит только половину первичных составляющих организма, было бы невозможно, чтобы эти половинки всегда точно дополняли друг друга, образуя целый эмбрион, когда они соединяются при оплодотворении, после того как они были разделены пополам по чистой случайности во время предыдущего редуцирующего деления; гораздо более вероятно, что они не завершили себя, и что их объединение, следовательно, привело бы к индивидууму с недостатком определенных частей. Если, например, в сперматозоиде потенциально присутствовала только передняя половина тела, и она соединялась с яйцеклеткой, которая также содержала только первичные компоненты передней половины, то у эмбриона, получившегося в результате их соединения, отсутствовала бы задняя половина тела, и так далее. Конечно, не следует думать о столь

грубом разделении первичных составляющих, но как бы хорошо мы ни представляли себе сокращение массы первичных составляющих вдвое, никогда не было бы никакой гарантии, что две клетки, объединяющиеся в амфимиксисе, снова восполнят массу первичных составляющих; действительно, вероятность того, что две в точности дополняющие друг друга половины массы встретятся, скорее становилась бы меньше, чем тоньше и сложнее мы представляем себе сокращение вдвое за счет сокращения делений. Совершенный эмбрион со всеми его частями появлялся бы редко, но то одной группы частей, то другой не хватало бы, в то время как другая группа могла бы развиваться вдвое или, по крайней мере, была бы вдвойне представлена в первичных составляющих.

Но в дополнение к этому факты наследования показывают нам, что сходство с матерью и отцом может проявляться одновременно во всех частях тела или, по крайней мере, в одних и тех же частях тела ребенка, что особенно отчетливо видно среди гибридов растений, и, следовательно, неизбежен вывод, что даже при половинном числе хромосом присутствуют все первичные составляющие всего организма.

Давайте пройдем на поколение дальше. Если вид обладает четырьмя хромосомами, то в клетках ребенка будут две материнские хромосомы (*A*) и две отцовские хромосомы (*B*); какую форму примет это соотношение в зародышевых клетках, произведенных ребенком? Деление в процессе созревания может по-разному приводить к редукции до двух хромосом; например, в одной клетке могут остаться две отцовские хромосомы (*B*), а в другой дочерней — две материнские хромосомы (*A*) или одна отцовская (*B*) и одна материнская (*A*) в одной и аналогичная комбинация в другой клетке. Давайте подробнее рассмотрим последний случай. Сперматозоид, содержащий комбинацию *A* и *B*, мог встретиться при амфимиксисе с яйцеклеткой другого происхождения, также содержащей аналогичную комбинацию хромосом, скажем, хромосому *C* от матери и хромосому *D* от отца. Тогда мы должны были бы иметь в сегментированном ядре оплодотворенной яйцеклетки четыре разные хромосомы, каждая из которых содержала наследственную субстанцию одного прародителя; мы должны были бы иметь четыре хромосомы, *A*, *B*, *C*, *D*, в качестве наследственной субстанции внука.

Но поскольку, как мы видели, разделенное пополам наследственное вещество все еще содержит всю массу первичных составляющих, каждая из этих хромосом должна содержать коллективные первичные составляющие всего тела соответствующего прародителя[18]. Наследственного вещества в плодное яйцо, таким образом, состоит из нескольких комплексов первичных составляющих (хромосом) каждый из которых (идентификатор) включает в себя все основные составляющие полноценного человека.

[18] Когда я говорю "коллективные" первичные составляющие всего тела прародителя, я выражаю это не совсем точно, поскольку, как мы увидим позже, каждая особь должна возникнуть в результате взаимодействия различных хромосом различного происхождения, а не просто из одной из хромосом, содержащихся в ее зародышевой плазме. В приведенном выше примере тело каждого бабушки и дедушки возникло не только из одной хромосомы, которая была передана его внуку, но и в результате взаимодействия этой хромосомы с тремя другими, которые распространились по другим генеалогическим путям. Но это не влияет на приведенную выше цепочку рассуждений, поскольку здесь речь идет не о том, присутствуют ли в ребенке все первичные составляющие бабушки и дедушки — этого никогда не может быть, — а о том, представляют ли переданные им первичные составляющие все тело индивида.

Это можно прояснить еще одним способом, что в результате полового размножения зародышевая плазма каждого вида должна состоять из нескольких "идентификаторов",

индивидуально отличающихся. Предположим, что амфимиксиса еще не было и что мы могли бы ожидать его внедрения в органический мир; наследственная субстанция существ, которые ранее жили и размножались делением, состояла бы из более или менее многочисленных хромосом, похожих друг на друга, так что, например, у каждого индивидуума было бы шестнадцать идентичных "идентификаторов". Но если бы амфимиксис произошел сейчас впервые, таким же образом, как это происходит сегодня, то есть после сокращения числа id до половины, то в первом амфимиксисе восемь id отцовских линий объединились бы с восемью материнскими id , чтобы сформировать зародышевую плазму новой особи, как показано на [рис. 87](#) кругом сфер, из которых десять белых и десять черных в знак их различия. Мы можем рассматривать этот рисунок как представляющий "экваториальную пластину" ядерного веретена с расположенными по кругу идентификаторами. Теперь, если два организма этого поколения с двумя типами идентификаторов объединяются в амфимиксисе после предыдущего уменьшения идентификаторов, мы имеем рисунок *B*, на котором идентификаторы отца (pJ) видны слева от линии, а идентификаторы матери (mJ) справа, в то время как каждый полукруг, в свою очередь, состоит из двух видов идентификаторов бабушки и дедушки (p^2J и m^2J , p^2J^1 и m^2J^1). На рисунках *C* и *D* показаны два следующих поколения, в которых количество идентичных идентификаторов каждый раз уменьшается вдвое, потому что к ним снова примешиваются восемь странных идентификаторов; в *C* только два идентификатора по-прежнему идентичны, а в *D* все идентификаторы индивидуально отличаются, потому что они произошли от разных предков одного и того же вида. Конечно, это имело бы место только в том случае, если бы инбридинг был исключен, потому что благодаря ему совпадали бы идентификаторы одних и тех же предков с двух или более сторон; но длительный инбридинг - редкое исключение в свободной природе.

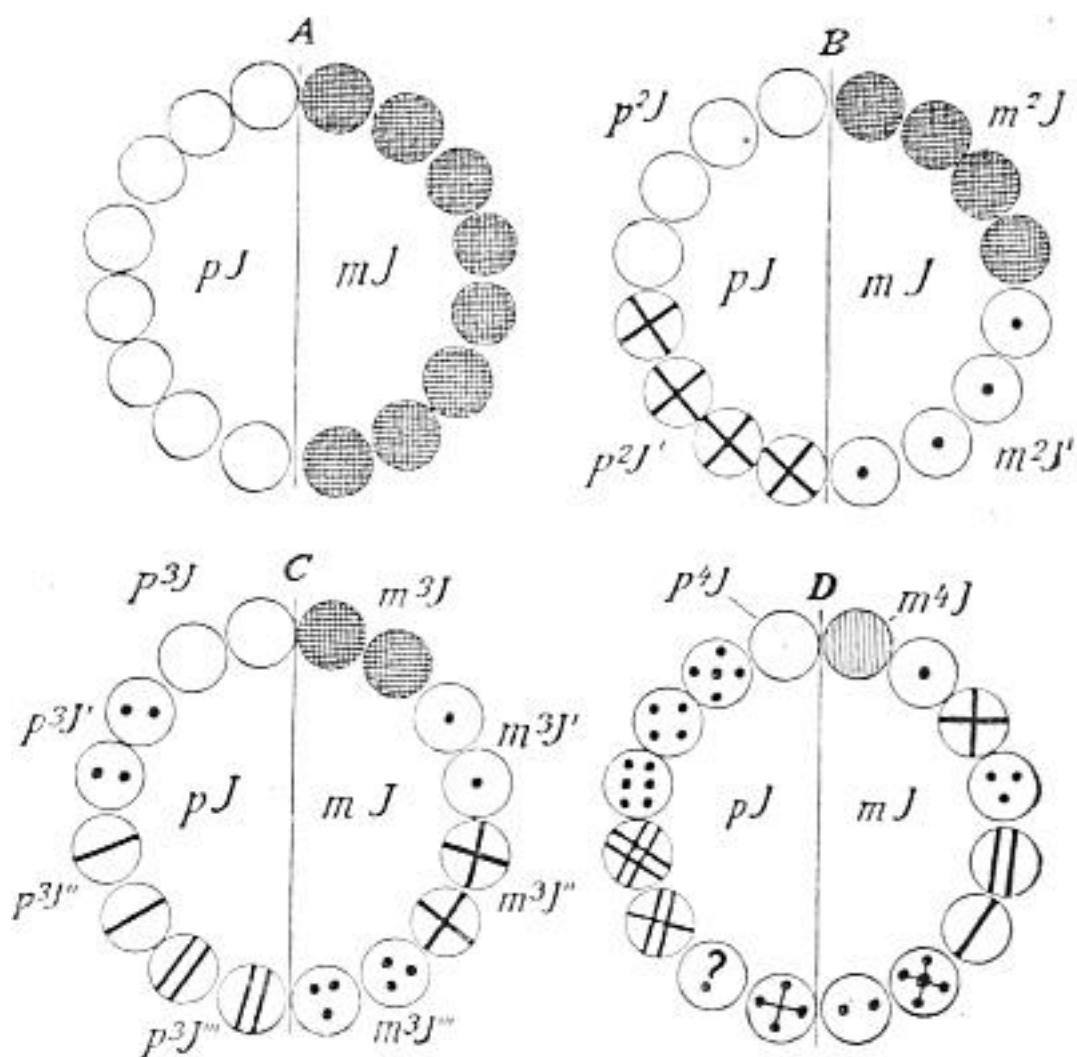


Рис. 87. Диаграмма, иллюстрирующая действие амфимиксиса на состав зародышевой плазмы из различных наследственных плазм или "ids". A-D, ids зародышевой плазмы четырех последовательных поколений: A, состоящая только из двух видов ids; B, из четырех; C, из восьми; D, из шестнадцати видов. pJ и mJ , идентификаторы отца и матери. p^2J , дедушка; p^3J , прадедушка; p^4J , удостоверения личности пра-пра-прадедушки. Метки в самих идентификаторах обозначают их индивидуально отличающиеся символы.

Теперь я буду называть наследственную субстанцию клетки "идиоплазмой" по примеру Нагели, хотя он искал ее в клеточном веществе, а не в ядре, и имел иную теоретическую концепцию ее механизма действия. Однако именно он задумали утвердил идею идиоплазмы как носителя первичных составляющих, *биологической субстанции*, определяющей всю структуру организма в отличие от общей питательной протоплазмы. Каждая клетка содержит идиоплазму, поскольку каждое клеточное ядро содержит хроматин, но я называю идиоплазму зародышевых клеток *зародышевой плазмой*, или первичным составляющим веществом всего организма, а комплексы первичных составляющих, необходимые для создания полноценного индивидуума, присутствие которых, как мы только что показали, теоретически необходимо, я называю *ids*. Во многих случаях эти "идентификаторы" могут быть синонимами хромосом, по крайней мере, во всех случаях, когда хромосомы просты, то есть не состоят из нескольких сходно сформированных структур. Так, у соленоводного ракообразного, *Artemia salina*, обладающего 168 мельчайшими зернистыми хромосомами, каждая из этих хромосом должна рассматриваться как идентификатор, поскольку каждая из

них при определенных обстоятельствах может быть выброшена из яйцеклетки путем редуцирующего деления или может быть приведена в самые разнообразные комбинации с другими хромосомами при оплодотворении. Следовательно, каждый из них должен состоять из совершенной зародышевой плазмы в том смысле, что в ней фактически содержатся все части индивидуума; *каждый является биологическим единством, id*. Но когда мы видим у многих животных более крупные лентообразные или палочковидные "хромосомы", и когда они состоят из ряда гранул, как, например, у часто упоминаемой *Ascaris megalocephala*, каждую из этих гранул следует рассматривать как идентификатор. Фактически, мы находим вместо двух или четырех больших палочковидных хромосом у *Ascaris megalocephala*, большее количество меньших сферических хромосом у других видов *аскарид*.

Составные хромосомы, состоящие из нескольких *id*, какими, вероятно, являются все стержневые или лентообразные элементы ядерного вещества, я обозначаю как "*idants*". То, что они состоят из нескольких отдельных *id*, не всегда ясно видно из-за малости объекта, и даже у более крупных объектов это можно увидеть только на определенных стадиях. Таким образом, на [рис. 88, А и В](#) мы имеем две "материнские сперматозоиды" саламандры; *А* на более ранней стадии, когда индивидуальные идентификаторы не видны; *В* на более поздней стадии, когда полоса разделилась, и сразу стала заметна структура, похожая на четки. Таким образом, невозможно сразу определить, соответствует ли каждая хромосома одному или нескольким идентификаторам. Более точное исследование процессов редуцирующего деления показало, что существуют хромосомы простой сферической формы, то есть состоящие из нескольких *id*, "плюривалентность" которых не может быть распознана напрямую, а может быть выведена только из их дальнейшего развития; существуют двухвалентные хромосомы двойного значения и четырехвалентные хромосомы четырехкратного значения, которые мы должны рассматривать как состоящие из двух или четырех *id*. Более подробное рассмотрение этого вопроса завело бы нас слишком далеко, да и в рамки этих лекций не входит изучение этих интимных и все еще спорных деталей.

Таким образом, зародышевая плазма каждого вида растений или животных состоит из большего или меньшего числа *id*, или первичных составляющих особи, и именно благодаря их взаимодействию определяется особь, которая развивается из яйцеклетки.

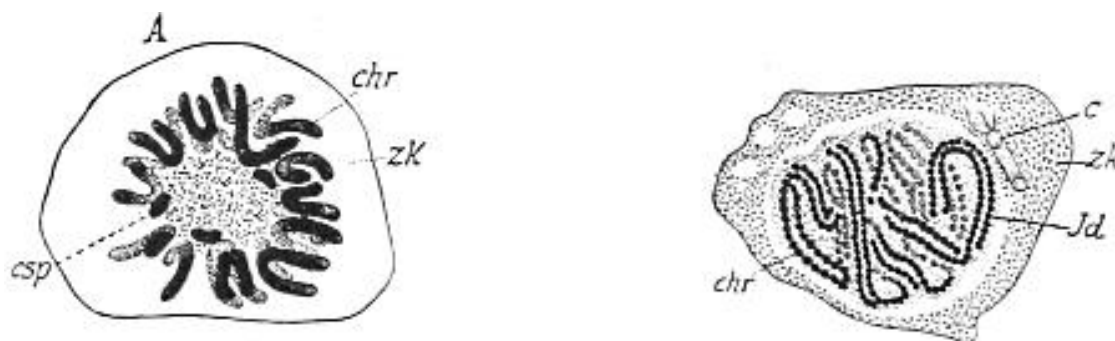


Рис. 88. Сперма-материнские клетки (сперматоциты) саламандры. *А*, поперечный разрез клетки на стадии астры; хромосомы (*chr*) или фрагменты не показывают, что они состоят из множества фрагментов, которые, однако, довольно отчетливо видны в *В* (*Jd*), где хромосомы или фрагменты (*chr*) уже разделены в продольном направлении. *zk*, клеточная субстанция. *csp*, centrosома. *c*, centrosома в процессе деления. В честь Германна и Дрюнера.

Далее мы должны выяснить, какое представление мы можем составить о структуре идентификатора и о способе его функционирования. Я уже говорил о "первичных компонентах" (*Анлагене*), из которых состоит зародышевая плазма, но какое право мы имеем думать, что части животного уже содержатся в зародыше в какой бы то ни было форме? Не

возможно ли также, что зародыш состоит из частей, ни одна из которых не имеет заранее определенного отношения к частям готового животного? Не могла бы зародышевая клетка вместе со своим ядром претерпевать превращения и регулярные изменения, которые последовательно приводили бы к новым условиям, а именно к различным стадиям развития, пока, наконец, не было бы достигнуто совершенное животное?

Мы стоим здесь перед старой проблемой, перед двумя противоположными интерпретациями — теорией "Эволюции" и теорией "Эпигенеза", которые впервые были противопоставлены друг другу давным-давно и которые даже сейчас являются причиной разногласий, хотя и в несколько ином обличье.

Теория "Эволюции" особенно связана с именем Бонне, который подробно разработал ее в восемнадцатом веке. Он утверждает, что развитие яйцеклетки до совершенного животного на самом деле является не новым творением, а лишь разворачиванием невидимых мелких частей, которые уже присутствовали в яйцеклетке. Она предполагает, что части совершенного организма уже сформированы в яйцеклетке, и по этой причине ее называют "Теорией преформации". Боннет часто говорит о преформировании совершенного животного в зародыше как о "миниатюрной модели", хотя его концепция "эволюции" на самом деле не была такой грубой, как часто утверждалось. Он отчетливо подчеркнул, что эта миниатюрная модель не была в точности похожа на совершенное животное, а состояла только из "элементарных частей", которые он рассматривал как сеть, ячейки которой заполнялись в процессе развития и посредством питания бесконечным количеством других частей. Но, в конце концов, его концепции и концепции его времени в целом были очень далеки от биологического мышления наших дней, что, возможно, легче всего будет понять, если я упомяну, что он рассматривал смерть и разложение как "инволюцию", так сказать, как сворачивание спинки, посредством которого все части, полученные при питании, снова удалялись, так что сетка миниатюрной модели сжималась до невидимой миниатюрности, которой она обладала в яйцеклетке. Так оно и оставалось, воображал он, до тех пор, пока не пробудилось при воскресении, используя этот термин в религиозном смысле! Впоследствии он отказался от этой фантазии, потому что против нее было выдвинуто возражение, что люди, потерявшие ногу или руку в этой жизни, обязательно будут искалечены при воскресении!

Во времена Боннета факты развития были совершенно неизвестны, и не наблюдались даже стадии развития цыпленка из яйца. Когда впоследствии это было сделано, распространенная теория "эволюции" неизбежно рухнула, поскольку люди увидели собственными глазами, что миниатюрная модель цыпленка не стала постепенно видимой и в конечном итоге превратилась в молодого цыпленка, но что сначала в яйце проявились части, которые вообще не имели сходства с цыпленком, что эти первые зачатки были затем изменены, и что в результате постоянных новых образований и трансформаций в конце концов появился цыпленок. На этом К. фон Вольф основал свою теорию "эпигенеза", или развития посредством новых образований и трансформаций. Он утверждал, что доктрина "Эволюции" ложна; что внутри яйца невидимо содержится не миниатюрная модель; но что из простого вещества яйца возникает, благодаря присущим ему формообразующим способностям, длинный ряд стадий развития, каждая последующая из которых сложнее предыдущей, пока в конечном итоге не будет достигнуто совершенное животное.

Это, безусловно, знаменовало значительный прогресс, поскольку означало начало науки эмбриологии, то есть науки о развитии формы животного или растения из яйцеклетки.

Результат был не столь важен в своем теоретическом аспекте, поскольку, хотя были получены знания о том, что молодое животное проходит длинный ряд различных стадий, не было обнаружено, как природа творит это чудо и заставляет животное сложного строения возникать из, казалось бы, простого вещества яйцеклетки. Решение этой трудности было найдено путем приписывания яйцеклетке формообразующей способности, впоследствии названной Блюменбахом *nisus formativus*, которая обладала способностью развивать сложное животное из простой "слизи", или, как мы должны были бы сказать, простой протоплазмы.

Если мы противопоставим строго теоретическую часть двух теорий, мы обнаружим, что Боннет рассматривал яйцеклетку как нечто только кажущееся простым, но на самом деле почти такое же сложное, как животное, которое из нее развилось, и что он думал о последнем не как о сформированном заново, а как о развернутом или эволюционировавшем. Иными словами, он думал, что зачатки, присутствующие с самого начала в яйцеклетке, постепенно раскрываются и становятся видимыми. Вольф, с другой стороны, рассматривал яйцеклетку как то, чем она казалась, нечто довольно простое, из чего только *nisus formativus* мог путем серии трансформаций и новых образований создать новый организм соответствующего вида.

Эпигенез Вольфа настолько полностью вытеснил теорию Боннета из поля зрения, что до недавнего времени эпигенез рассматривался как единственная научно обоснованная теория, а возврат к "эволюционистской" позиции рассматривался бы как шаг назад, как возврат к периоду фантазий, который был счастливо пройден. Мне самому неоднократно говорили в отношении моей собственной "эволюционистской" теории, что правильность эпигенеза была бесспорно установлена, то есть являлась фактом, который можно было проверить в любое время путем фактического наблюдения!

Но каковы факты? Несомненно только, что существует последовательность многочисленных стадий развития, которую мы очень точно знаем на примере очень многих животных, и что миниатюрной модели, которая, по предположению Бонне, находилась в яйце, не существует. Оба эти факта теперь больше не ставятся под сомнение. Но это не дает нам теории развития, поскольку теория - это не наблюдение явления или серии явлений, *это их интерпретация*. Эпигенез, сформулированный сначала Аристотелем, а затем Гарвеем, Вольфом и Блюменбахом, безусловно, предлагал интерпретацию развития, однако не ссылаясь только на то, что было наблюдаемым, а выходя далеко за его пределы; с одной стороны, принимая вид однородной зародышевой субстанции за реальность, а с другой - предполагая особую силу, которая привела к возникновению гетерогенного организма из однородного зародыша.

Сейчас мы не можем принять ни одно из этих предположений, поскольку знаем, что зародышевая субстанция неоднородна и на самом деле является не просто субстанцией, а живой клеткой сложной структуры; и мы больше не верим в особую жизненную силу и, следовательно, не в особую "способность к развитию", которая могла бы быть лишь модификацией первой. Таким образом, мы так же мало способны принять старый эпигенез, как и старую эволюцию, и мы должны создать теорию развития и наследственности на новой основе.

То, какой должна быть эта основа, в целом не вызывает сомнений. Поскольку вся современная биология стремится все больше и больше интерпретировать жизнь через взаимодействие физических и химических сил, связанных с материей, развитие также входит в эту цель, поскольку развитие является выражением жизни. Мы стремимся понять

механизм жизни и, как ее часть, тесно связанный с ним механизм развития и наследственности.

Если бы мы хотели исследовать проблему наследственности в ее корнях, нам прежде всего пришлось бы попытаться понять сам процесс жизни как ряд физико-химических последовательностей. Возможно, это будет достигнуто до определенного момента в будущем, но если бы мы ждали этого, нам тем временем пришлось бы отказаться от всех попыток теоретического истолкования явлений развития и наследственности и, возможно, действительно пришлось бы отложить их до греческих календов. Это было бы похоже на то, как если бы в практике и теории медицины все исследования и спекуляции, касающиеся болезней, должны были подождать до тех пор, пока не будут полностью поняты нормальные, здоровые жизненные процессы. В этом случае мы бы сейчас ничего не знали о бактериальных заболеваниях и сотнях других достижений патологической науки: физиология тоже осталась бы далеко позади своего нынешнего уровня, если бы ей не хватало плодотворного влияния опыта в случаях болезней, а также идей и теорий, истинных и ложных, которые были основаны на них. Точно так же нам требуется теория развития и наследственности, если мы хотим глубже проникнуть в эти явления, и мы должны обладать ею, несмотря на то, что мы все еще очень далеки от полного причинного знания процессов жизни. Ибо сырой материал наблюдения, который в какой-то степени случаен, никогда не продвинет нас дальше; наблюдение должно направляться идеей и, таким образом, к определенной цели.

Однако вполне возможно пока оставить в стороне все попытки объяснения жизни и просто принять элементы жизни как должное и на этой основе построить теорию наследственности. Мы уже сделали шаг в этом направлении, установив, что все вещество оплодотворенной яйцеклетки не участвует в наследственности в одинаковой степени, но что только небольшую часть, хроматин ядра, следует рассматривать как носитель наследственных качеств, и сделав вывод, далее, что этот хроматин состоит из различного числа маленьких, но все же видимых единиц, *ids*, каждая из которых фактически представляет весь организм, или, как я уже выразился, каждая из которых содержит в себе в качестве первичных составляющих все части совершенного животного. .

Именно эти "первичные составляющие" привели нас к отступлению в отношении теории "Эволюции" Боннета и "Эпигенеза" Вольфа.

Давайте теперь выясним, каково должно быть строение такой глобулы хроматина, *id*, чтобы, заключенная в ядре живой репродуктивной клетки, она могла направлять развитие нового организма, похожего на своего родителя. Напрашиваются два фундаментальных предположения, и они могут быть связаны с любой концепцией "зародышевой плазмы", даже независимо от предположения об *ids*. Либо мы можем думать об *id* как о состоящем из сходных или из различных видов частей, ни одна из которых не имеет постоянного отношения к частям совершенного животного, либо мы думаем о нем как о состоящем из массы *различных видов частей, каждая из которых имеет отношение к определенной части совершенного животного*, и поэтому в некоторой степени представляет его "первичные составляющие" (*Anlagen*), хотя между этими "первичными составляющими" и готовыми частями может и не быть сходства. Предположение о зародышевой плазме, состоящей из сходных частей, которое было сделано, например, Гербертом Спенсером, можно назвать современной формой эпигенеза, в то время как другое предположение является современной формой теории "эволюции". Поскольку первая теория больше не

может призывать на помощь "формирующую силу" как *Закон из машины*, она может объяснить развитие только как вызванное влиянием внешних условий — температуры, воздуха, воды, силы тяжести, положения частей тела — на химические компоненты зародышевой плазмы, которые повсюду равномерно перемешаны; и не имеет значения, считается ли, что эта однородная зародышевая плазма состоит из множества различных видов частей, при условии, что эти части равномерно перемешаны, образуя зародышевую плазму, и не имеют отношения к определенным частям развивающегося животного. Оскар Хертвиг недавно изложил такую теорию. Хотя я не могу изложить это здесь, я должен сказать, по крайней мере, кое-что относительно нее и всех других теорий развития, основанных на аналогичной основе, что они не могли бы быть приняты, даже если бы они были способны предложить работоспособное объяснение развития индивида, и по этой причине онтогенез не является изолированным явлением, которое можно интерпретировать без привязки ко всей эволюции живого мира, поскольку он теснейшим образом связан с ней, действительно являясь ее частью, возникнув, как мы увидим, из нее, и, более того, подготавливая к ее дальнейшему прогрессу. *Онтогенез должен быть объяснен в гармонии с филогенезом и на тех же принципах*. Предположение о зародышевой плазме без первичных составляющих или о полностью гомогенной зародышевой плазме, как утверждал Герберт Спенсер, несовместимо с этим, поскольку, как будет видно, оно противоречит определенным фактам наследования и вариации. Поэтому все теории, основанные на этом предположении, должны быть отвергнуты.

Есть еще одно и, я полагаю, весомое соображение, которое запрещает нам предполагать наличие зародышевой субстанции без первичных составляющих. Я вернусь к этому позже, а пока я хочу более полно развить свою собственную теорию "зародышевой плазмы".

Я предполагаю, что зародышевая плазма состоит из большого количества различных живых частей, каждая из которых находится в определенном отношении к определенным клеткам или видам клеток в организме, подлежащем развитию, то есть они являются "первичными составляющими" в том смысле, что их сотрудничество в производстве определенной части организма необходимо, поскольку эта часть *определяется* как в отношении своего существования, так и в отношении своей природы предопределенными частицами зародышевой плазмы. Поэтому я называю эти последние *Детерминанты* (*Bestimmungsstücke*), а части целостного организма, которые они определяют, *Детерминантами*, или наследственными частями.

Легко показать, на чем основано это предположение; феномены наследования, взятые в сочетании с феноменами вариации, как мне кажется, вынуждают нас к нему. Мы знаем, что все части организма изменчивы и что у одного человека одна и та же часть может быть больше, у другого меньше. Не все вариации передаются по наследству, но многие из них, и некоторые очень незначительные, передаются по наследству. Так, например, во многих человеческих семьях на коже уха образуется небольшая ямка, едва ли размером с булавочную головку, передачу которой я наблюдал от бабушки к сыну и нескольким внукам. В таком случае в зародышевой плазме должно быть что-то незначительное, чего нет в плазме других человеческих существ, что вызывает возникновение в ходе развития этой небольшой аномалии на коже.

Существуют человеческие семьи, в которых неоднократно, и на протяжении нескольких поколений встречаются особи, у которых в определенном месте на темноволосой голове появляется белая прядь волос. Это нельзя отнести к внешним воздействиям, это должно зависеть от различия в зародыше, также от одного, которое затрагивает не все тело, даже не все волосы на теле, а только волосы в определенном месте на поверхности головы.

Совершенно безразлично, вызвана ли белая окраска пучка волос неправильным строением волосяного покрова или другими гистологическими элементами кожи, такими как кровеносные сосуды или нервы. В конечном счете это может зависеть только от неоднородно составленной части зародышевой плазмы, которая может воздействовать только на это одно место на головке и изменять его, если оно само отличается от обычного. На этот счет я называю его на *опредетель* соответствующих кожи-пятна и волосы-группы. У человека такие мельчайшие локальные вариации обычно утрачиваются через несколько поколений, но у животных существуют бесчисленные явления, которые доказывают нам, что единичные мельчайшие отклонения могут стать постоянными. Так, в Центральной Европе обитает коричневая "голубая бабочка", *Lycæna agestis*, у которой в середине крыла есть маленькое черное пятнышко. Этот же вид встречается и в Шотландии, но там вместо черного пятна у него молочно-белое, а так называемые светодиодные "глазные пятна" на нижней поверхности крыла также утратили свои черные центры. Таким образом, вид претерпел трансмиссивные изменения, но только в отношении этих конкретных пятен на крыле. Следовательно, в зародышевой плазме должно было произойти небольшое изменение, которое затрагивает только эти несколько частей тела, или, выражаясь иначе, зародышевую плазму предкового вида и разновидности можно отличить только по различию, которое определяет исключительно цвет чешуи этих пятен. Я бы сказал, что две зародышевые плазмы различаются только в отношении *детерминант* этих крыльевых чешуек.

Из искусственного отбора, которому Человек подвергал и продолжает подвергать своих домашних животных и полезные растения, мы знаем, что любые пятна и части тела, которые он выбирает, могут быть наследственно изменены, если всегда отбирать для размножения желаемые вариации, которые присутствуют, и что это не обязательно вызывает вариации в других частях тела. Когда, например, в случае, приведенном Дарвином, гребень испанского петуха, который ранее свисал вниз, был поставлен вертикально, потому что за этот признак был предложен приз, или когда определенная порода кур была "снабжена бородами", результатом были постоянные вариации, затрагивающие только те части тела, на которых было зафиксировано внимание любителя. Точно так же, когда хвостовые перья японского петуха удлиняются до трех футов, остальное оперение не меняется, не говоря уже о какой-либо другой части тела. Конечно, существует множество "коррелированных" вариаций, и в очень многих случаях заводчик заставляет изменяться второй или третий признак, на котором он не фиксировал свое внимание, в дополнение к тому, на который он нацеливался. Но такие сопутствующие вариации не являются необходимыми или неизбежными во всех случаях; и действительно, нам нет необходимости относить их все к истинному соотношению частей, но можно предположить, что они нередко зависят от несовершенства нашей наблюдательности, которая недостаточно остра, чтобы контролировать несколько частей тела одновременно и замечать минимальные вариации в частях, на которых мы специально не фиксировали свое внимание.

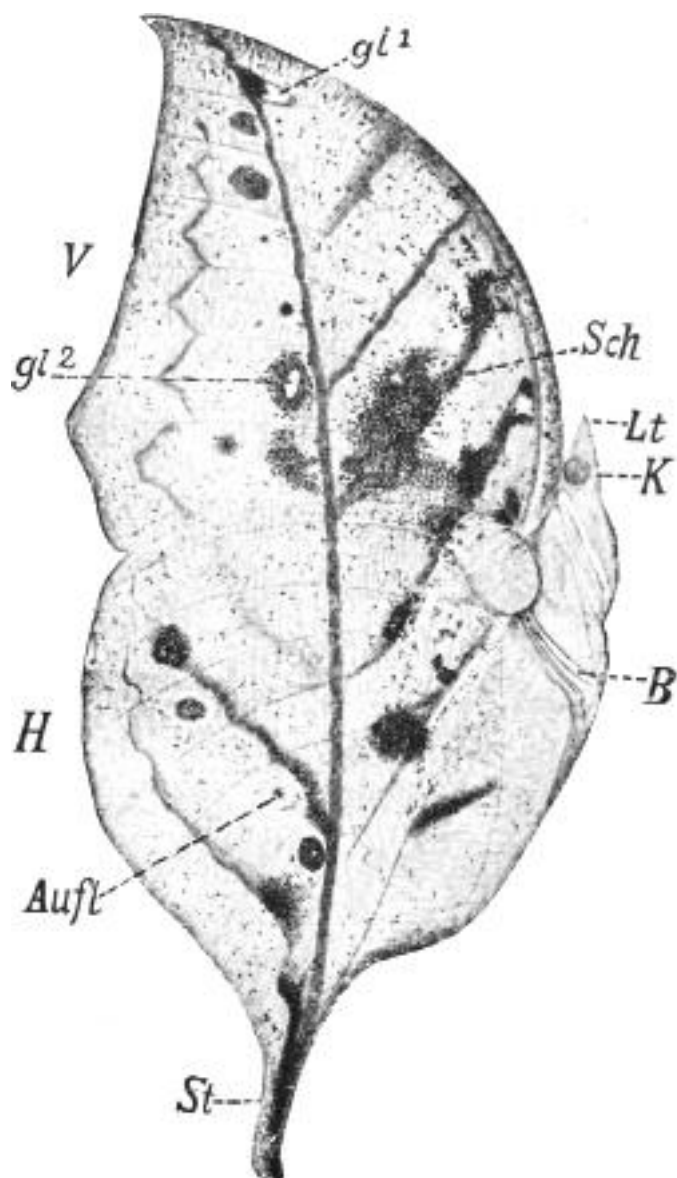


Рис. 13. *Каллима паралекта* из Индии; показана правая нижняя поверхность в позе покоя. *K.*, голова. *Lt*, пальпируется. *B*, конечности. *V*, переднее крыло. *H*, заднее крыло. *St*, "хвост" последнего, представляющий собой ножку листа. *gl¹* и *gl²*, прозрачные пятна, *Aufl*, остатки "глазных пятен". *Sch*, "плесневое" пятно.

Несомненно, по крайней мере, то, что во всех этих случаях искусственного изменения индивидуальных признаков зародышевая плазма тем или иным образом изменяется, но всегда таким образом, что она отличается от плазмы предковой формы только такими вариациями, и результатом этого является то, что они воздействуют только на измененные части, а не на весь организм. Это опять же всего лишь другой способ сказать, что изменились только *детерминанты* этих частей.

Мы можем видеть из тысячи случаев, что точно то же самое происходит и в естественном состоянии, что и там одна часть меняется за другой, пока не будет достигнута максимально возможная степень приспособления к условиям. В миметическом сходстве с листьями, проявляемом у бабочек, это наиболее отчетливо видно, поскольку здесь мы знакомы с моделью — листом — и мы видим, как один вид приближается к нему в общих чертах только по общей окраске, как у других развивается коричневая полоса, пересекающая заднее крыло наискось, так что в определенной степени она напоминает среднюю жилку листа, как

у третьего вида эта полоса продолжается на некоторое расстояние вперед через переднее крыло, у четвертого она идет немного дальше, пока, наконец, у пятого она не становится коричневой. продолжается до кончика переднего крыла. Это можно увидеть, например, в богатом видами роде *Alaëa*. Но даже в этом случае возможно дальнейшее усиление сходства, поскольку, как хорошо известно, нередко встречаются также имитации боковых жилок листа, или темные пятна, которые точно воспроизводят пятно плесени на влажном, гниющем листе, или бесцветные прозрачные пятна, которые, вероятно, имитируют капли росы, и так далее. Все это вариации, относящиеся к отдельным группам крыльевых чешуек, которые изменялись передающимся путем и независимо, то есть каждая из них была вызвана изменением зародышевой плазмы, которое вызвало изменение в этой конкретной области тела и ни в какой другой.

Давайте на мгновение предположим невозможное и предположим, что мы могли бы наблюдать эволюцию такой бабочки-листоеда; начало имитации листьев могло быть вызвано тем фактом, что предковая форма *каллимы*, которая ранее обитала на лугах, продемонстрировала со стороны некоторых своих потомков миграцию в леса и, таким образом, разделилась на две группы с различным образом жизни — луговую форму и лесную форму. Последний приспособился сидеть среди листьев, и на его крыльях развилась средняя жилка листа. В зародышевой плазме без "первичных составляющих" это изменение могло зависеть только от равномерного изменения всех частей, поскольку эти части либо одинаковы между собой, либо, во всяком случае, имеют одинаковую ценность для каждой части готового организма. Но зародышевая плазма новой породы должна каким-то образом отличаться от зародышевой плазмы предковой формы, иначе она не смогла бы произвести никакой новой разновидности, а только повторную предковую форму. Но как могло животное, отличающееся только в одной мельчайшей части, возникнуть из зародышевой плазмы, которая варьировала во всех своих частях, и как могли такие маленькие этапы вариации повторяться много раз в ходе филогенеза без того, чтобы соответствующие вариации зародышевой плазмы не стали настолько интенсивными, что не только отметины на крыльях, но и все в животном изменилось бы аналогичным образом? И все же эти "рисунки на листьях" возникли не внезапно, а многими маленькими шагами, так что зародышевая плазма должна была изменяться в целом сто раз подряд, если не было первичных составляющих.

У индийского вида, *Kallima paralecta*, существует не менее пяти хорошо выраженных разновидностей, различия между которыми зависят исключительно от способа проработки рисунка листьев на крыле, поскольку верхняя поверхность крыла у всех одинакова. Даже беглое наблюдение за коллекцией этих бабочек показывает, что боковые жилки на рисунке листьев у разных особей совершенно различны по количеству, отчетливости и длине. На правой половине крыла их может быть указано целых шесть (рис. 13); и можно заметить, что три средних самые длинные, наиболее резко очерченные и темные, в то время как те, что лежат у кончика и основания имитирующего листа, короче и часто даже затемнены. На левой стороне вторая боковая жилка, в частности, отчетливо показывает углубления, указывающие на кольца, унаследованные от предковых форм, которые окружали все еще видимые глазные пятна (*Aufl*); третья боковая жилка довольно неопределенная и темная, но, тем не менее, она проходит точно параллельно первым двум и, таким образом, усиливает обманчивый эффект. Таким образом, мы можем различать более старые и более поздние элементы в разметке — доказательство медленного и последовательного происхождения рисунка.

Это несовместимо с концепцией зародышевой плазмы без первичных составляющих, какой бы сложной смесью она ни была в остальном. Вещество, которое пришлось пройти тысячи и тысячи вариаций, возникающих друг от друга в соответствии с законом и в строгой последовательности, с тем чтобы она могла стать определенным организмом, заранее, чтобы все ее тысячи деталей, вплоть до самых мельчайших, не может изменяться и овер снова, в ее Конституции, без последствий, показывая себя во многих или даже во всех, то части тела. Такие изменения в зародышевой плазме были бы сравнимы со многими последовательными отклонениями корабля от его курса, которые, хотя единичные отклонения вызвали бы лишь минимальное отклонение от истинного курса, при суммировании в ходе рейса некоторой продолжительности привели бы судно к совершенно иному побережью, чем предполагалось. Если бы каждое индивидуальное приспособление вида зависело от вариации всей зародышевой плазмы, древесная *каллима* вскоре не сохранила бы сходства со своей предковой формой, луговыми видами; однако мы знакомы с видами *каллимы*, которые не проявляют особого сходства с листом, но, например, все еще демонстрируют совершенно развитое глазное пятно предковой формы, и так далее. Отсюда следует, что происхождение рисунка листьев не оказало большого влияния на общий признак вида; и того факта, что верхняя поверхность крыльев осталась одинаковой у всех разновидностей, само по себе достаточно, чтобы доказать это.

Так, значит, сходство с листа не может возникнуть без чего-то в зародышевой плазмы разной, поскольку зародышевой плазмы леса *Каллима* и луг *Каллима* должны быть разные в чем-то, и не может быть больше общего, чем зародышевой плазмы в Юте-голубя и является носителем, *должна быть основой избирателей в зародышевую плазму*, то есть жизненно важные агрегаты, чья вариация случаев изменения определенных частей организма, и только эта.

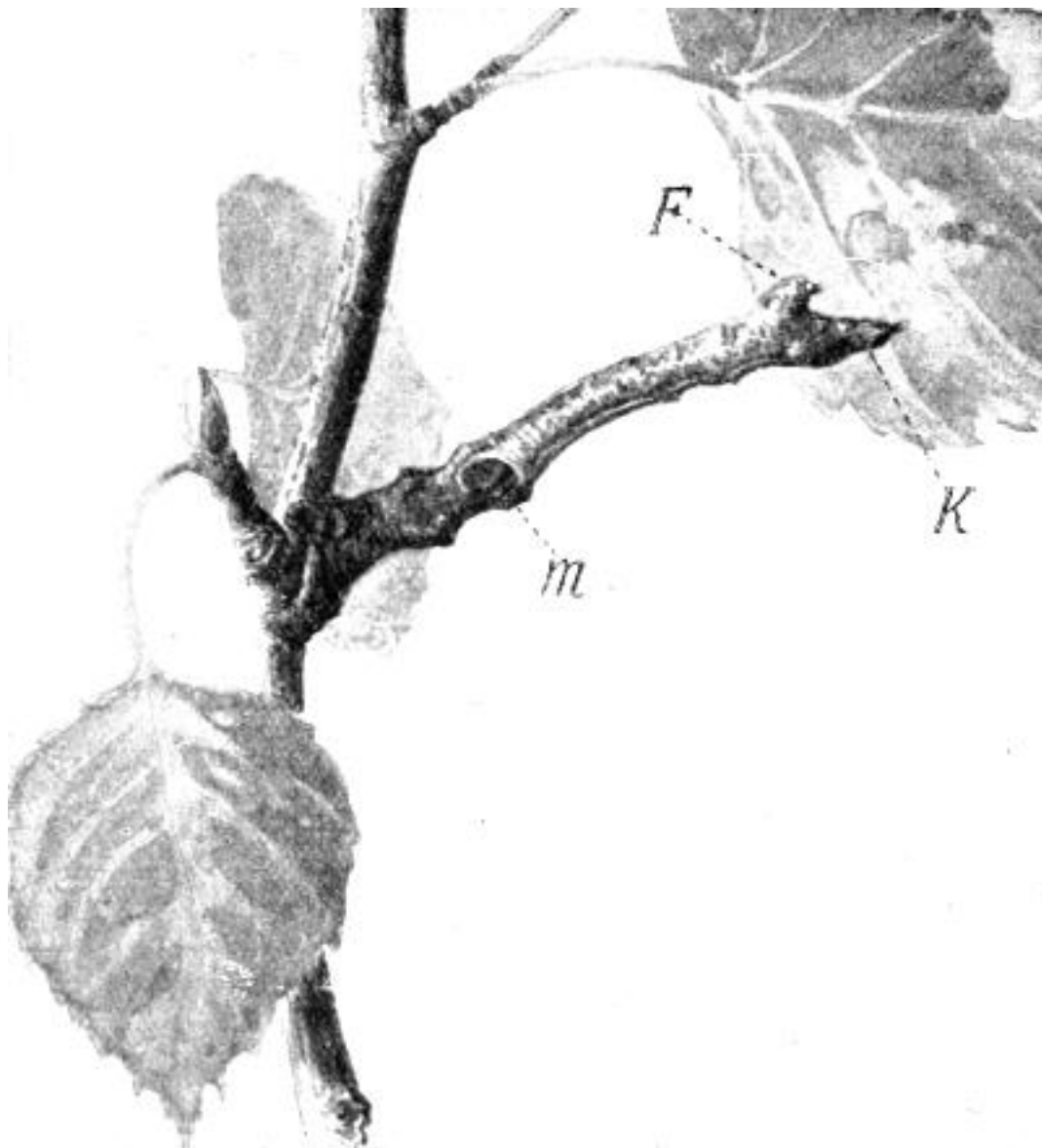


Рис. 17. Гусеница *Selenia tetralunaria* на березовой ветке. *K*, голова. *F*, ноги. *m*, выпуклости, напоминающие спящие почки. Натуральный размер.

Именно от подобных соображений зависит мое предположение о том, что *зародышевая плазма состоит из детерминант*. Их должно быть столько, сколько имеется областей в полностью сформировавшемся организме, способных к независимым и передающимся вариациям, включая все стадии развития. Каждая часть, например, крыла бабочки, которая способна к независимой и передающейся вариации, должна, как я заключаю, быть представлена в зародышевой плазме элементом, который также является изменчивым, детерминантом; но то же самое должно быть верно для каждого независимо и передающегося изменчивому пятнышка гусеницы, из которого развилась бабочка. Мы знаем, насколько заметно гусеницы адаптируются по форме и окраске к окружающей их среде. Предположим, что гусеница бабочки, которую мы выбрали в качестве примера маркировки крыльев, имела привычку питаться только ночью, а днем отдыхать на стволе дерева или, точнее, в щелях коры. Тогда она напоминала бы гусеницу моли рода *Catocala* или геометрид (Geometridae) и обладала бы цветом коры рассматриваемого дерева; таким образом, определяющие свойства кожи варьировались бы в соответствии с этим образом жизни гусеницы, так что кожа казалась бы серой или коричневой. Но в зародышевой плазме не может быть только *одного* фактора, определяющего кожу гусеницы, поскольку,

например, короподобный цвет гусеницы Geometer не является однородно-серым, а имеет более темные пятна в определенных местах и более светлые беловатые пятна в других, такие, какие можно увидеть на коре ветки, на которой гусеница обычно отдыхает, или коричнево-красные пятна, подобные тем, что на покровных чешуйках почек, или маленькие бородавки и бугорки, которые точно соответствуют подобным шероховатостям на ветках, трещинам на коже. Лай и так далее. Все эти отметины постоянны и находятся в одном и том же месте у каждой гусеницы данного вида. Следовательно, большое количество участков кожи гусеницы должно независимо определяться зародышевой плазмой; зародышевая плазма должна содержать части, вариации которых вызывают вариации только независимо изменяющегося участка кожи гусеницы. Другими словами, в зародышевой плазме яйцеклетки бабочки должны быть детерминанты не только для многих участков крыла бабочки, но и для многих участков кожи гусеницы.

Эта аргументация, конечно, применима ко всем частям тела и органам бабочки и гусеницы, а также ко всем стадиям развития вида, поскольку эти части способны изменяться таким образом, что вариация вновь появляется в следующем поколении, то есть насколько она изменчива по передаче.

Но все части должны быть передаваемо изменчивыми, которые проявляли независимую изменчивость по отношению к своим предкам. Когда, например, яйца бабочки (*Vanessa levana*) имеют обманчивое сходство с цветочными бутонами жгучей крапивы, на которых живет гусеница, не только по форме и цвету, но и по их столбообразному расположению, мы можем заключить, что эти яйца передающимся образом отличались от яиц их предков, которые не приобрели привычки питаться жгучей крапивой, в этих трех отношениях независимо, то есть без влияния каких-либо других вариаций, которым мог подвергнуться вид; и что, следовательно, зародыш - плазма должна содержать факторы, определяющие яичную скорлупу, окраску яиц и так далее. Способ откладывания яиц в виде столбиков зависит от модификации инстинкта откладывания яиц, который, в свою очередь, должен зависеть от изменений определенных нервных центров, и из этого мы узнаем, что в зародышевой плазме должны быть детерминанты для отдельных центров нервной системы.

Возможно, можно предположить, что это можно было бы объяснить более простым способом — что достаточно предположить наличие в яйце факторов, определяющих все части гусеницы, и что элементы бабочки формируются только внутри гусеницы.

Это предположение кажется оправданным, если мы ограничимся поверхностными соображениями. Мы читаем в каждом справочнике по энтомологии, что крылья появляются только в течение жизни гусеницы, и в определенном смысле это верно, поскольку первичные составляющие, или зачатки крыльев, развиваются в полностью сформированное крыло только в личиночный период. Но даже если эти зачатки сформировались только на стадии гусеницы, из чего они могли развиться? Только из материальных частей гусеницы, то есть из некоторых ее живых клеток или групп клеток. Следовательно, строение крыльев зависело бы от строения клеток гусеницы, из которых они произошли, так что, если бы они изменялись трансмиссивно через вариацию их детерминант, содержащихся в зародыше, детерминанты бабочки, которые только что развивались, менялись бы вместе с ними; каждая трансмиссивная вариация гусеницы обязательно вызывала бы аналогичную вариацию у бабочки, а этого не происходит. Если бы кто-нибудь рискнул предположить, что детерминанты бабочки развиваются только в гусенице, но совершенно независимо от ее строения, он либо сделал бы абсурдное заявление, а именно, что признаки бабочки вообще

не передаются по наследству, либо он бессознательно признал бы, что детерминанты бабочки уже содержатся в частях гусеницы и поступают непосредственно из зародышевой плазмы.

То, что признаки бабочки действительно различаются независимо от признаков гусеницы, я продемонстрировал много лет назад, когда мы были еще очень далеки от идеи зародышевой плазмы или детерминант. Затем я продемонстрировал, что постоянство отметин вида может быть совершенно различным на двух основных стадиях; что гусеница может быть очень изменчивой, в то время как бабочка или мотылек могут быть очень постоянными во всех своих отметинах, или наоборот. Я обратил внимание на диморфных гусениц, которые бывают зелеными или коричневыми и все же становятся одним и тем же мотыльком (например, *Deilephila elpenor* и *Sphinx convolvuli*); я привел случай молочайного бражника (*Deilephila euphorbiae*), чьи темные, но в то же время пестрые гусеницы встречаются на Ривьере в Ницце как местная разновидность (*Никейя*), и там они носят совсем другую одежду - бледно-глинисто-желтую, с двойным рядом крупных заметных темно-желтых глазных пятен — в то время как мотылек не отличается от нашей разновидности ни одним определенным признаком, за исключением своего большего размера. В то же время я проводил эксперименты с гусеницами самого маленького из наших местных видов *Vanessa* (*Vanessa levana*), большинство из которых черные с черными шипами, в то время как меньшинство желтовато-коричневые с желтыми шипами; выращенные отдельно, обе дали одну и ту же бабочку, хотя в этом случае можно было бы предположить, что существует какая-то внутренняя связь между окраской гусеницы и бабочки, поскольку бабочка также бывает двух цветов. Однако было показано, что окраска бабочки не имеет ничего общего с окраской гусеницы, поскольку известно, что она зависит от времени года и является сезонным диморфизмом, "в то время как две формы гусениц могут встречаться бок о бок в любое время года".

Впоследствии я провел аналогичный эксперимент с диморфными гусеницами "огненной" бабочки (*Polyommatus phlaeas*), и он дал тот же результат. Чисто зеленые гусеницы стали теми же бабочками, что и те, что отмечены широкими красными продольными полосами, и в этом случае мы можем определенно охарактеризовать оба цвета как защитные, поскольку зеленая форма адаптирована к зеленой нижней поверхности листа, а краснополосатая - к зеленому с красными краями стеблю малого щавеля (*Rumex acetosella*).

На самом деле не было необходимости в специальных доказательствах того, что гусеница и бабочка изменяются передающимся путем в полной независимости друг от друга, поскольку одних фактов метаморфозы достаточно, чтобы доказать это. Как иначе было бы возможно, чтобы челюсти, приспособленные для укуса, у примитивных насекомых и ближайшей к ним саранчи оставались в качестве кусательного аппарата на протяжении всей жизни, в то время как у гусеницы они видоизменяются на стадии куколки в сосательный хоботок бабочки? Следовательно, части насекомых должны быть способны к передающимся изменениям на стадиях жизни независимо друг от друга. Челюсти гусениц-листоедов не только остались неизменными, в то время как у половозрелых животных они постепенно видоизменились в очень длинный и чрезвычайно сложный сосательный аппарат, но когда гораздо позже этот хоботок стал излишним у какого-либо вида, потому что бабочка или мотылек по той или иной причине утратили привычку принимать какую-либо пищу вообще, его дегенерация не оказала никакого влияния на челюсти гусеницы, как мы можем наблюдать у многих бражников, шелкопрядов и геометрид. Как такая дегенерация могла стать передающейся, если челюсти гусеницы, из которых развиваются челюсти взрослой особи, остались

прежними? Таким образом, мы вынуждены предположить, что в последнем есть нечто такое, что может отличаться от зародыша, без изменения при этом самих челюстей. Это "нечто" я называю "детерминантами", жизненно важными частицами, которые — как бы мы ни пытались их представить — действительно содержатся в клетках челюстей гусеницы, но находятся там в бездействии и не влияют на их структуру, в то время как, с другой стороны, именно их строение определяет форму и строение сосательного хоботка бабочки вплоть до мельчайших деталей. Должно быть, только они вызывают развитие сосательного хоботка, а в некоторых случаях и повторную дегенерацию, не вызывая никаких изменений в соответствующих частях гусеницы.

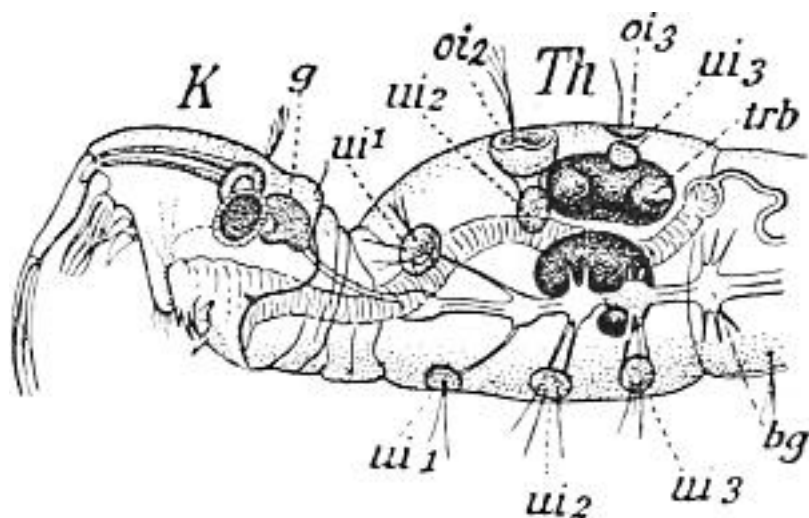


Рис. 89. Передняя область личинки мошки (*Corethra plumicornis*). К, голова. -й, грудная клетка. *ui*, нижние имажинальные диски. *oi*, верхние имажинальные диски. *ui*¹, *ui*² и *ui*³, зачатки конечностей. *oi*² и *oi*³, зачатки крыльев и "баланси́ров". *g*, мозг. *bg*, цепочка вентральных ганглиев с нервами, которые входят в межпозвоночные диски. *trb*, трахеальный пузырь. Увеличен примерно в 15 раз.

Этот пример кажется мне предпочтительнее примера с крыльями насекомых в том отношении, что у гусеницы нет органа с определенной функцией, соответствующей крылу бабочки. Тем не менее, эти два случая совершенно похожи, и было бы ошибкой утверждать, что первый зачаток крыла внутри гусеницы вообще не является частью гусеницы. Сначала, конечно, это всего лишь группа клеток на коже, встречающаяся в определенном месте на спинной поверхности второго и третьего сегментов гусеницы и, несомненно, происходящая из единственной клетки эмбриона, "примитивной клетки крыла", что, однако, пока не было продемонстрировано. Но, тем не менее, это неотъемлемая часть гусеницы, в которой не может быть недостатка, которая не может быть больше или мельче и так далее; короче говоря, это действительно что-то значит для гусеницы, хотя, возможно, и не больше, чем любая другая клетка кожи. Для бабочки, однако, эта область на коже означает зародыш крыла; ибо только из нее может возникнуть путем размножения совокупность клеток, которая разрастается в полный бугорок, постепенно увеличивается в диск, воображаемый диск, и в конце концов развивается в форму крыла, характерную для данного вида. Этот имажинальный диск очень рано соединяется с нервами и с трахеями, что можно прекрасно видеть, особенно у личинок двукрылых (рис. 89, *ой*), и позже они становятся нервами и трахеями крыла, в то время как на верхней поверхности развиваются тысячи своеобразных чешуевидных волосков; короче говоря, зачаток становится совершенным крылом с его специфическим жилкованием, а также с маркировкой и окраской, которые часто так сложны

у чешуекрылых. Почти каждое маленькое пятнышко и полоска последних передаются с самой стойкой способностью к передаче из поколения в поколение, и каждое из них может в то же время передаваться по наследству; то же самое верно и для жилкования, которое так важно систематически именно потому, что оно так строго передается по наследству, но оно тоже может передаваться по наследству, как и загнутые щетинки, пахучий аппарат и, короче говоря, вся сложная структура крыла со всеми его специфическими приспособлениями к способу полета, образу жизни и цвету крыльев. окружающая среда. Как возможно, что все это может развиваться из клетки кожи? Влияет ли на это положение, и могла бы любая другая клетка кожи гусеницы сделать то же самое, если бы ее поместили в то же положение? Могла бы какая-либо соседняя ячейка примитивной ячейки крыла заменить ее, если бы она была уничтожена? Это маловероятно, и я думаю, что даже могу доказать, что это не так. Эксперимент по уничтожению такой клетки у живого животного еще не проводился; если он увенчается успехом, мы можем рискнуть сказать заранее, что ни одна из соседних клеток кожи не сможет выполнить свою работу и занять ее место в развитии крыла; рассматриваемое крыло просто останется неразвитым. Летом 1897 года я вылупил из куколки особь *Ванессы антиопы*, у которой, хотя в остальном она была нормальной и хорошо развитой, совершенно отсутствовало левое заднее крыло; никаких следов его распознать было невозможно. В этом случае по какой-то причине, которую уже невозможно было установить, первая формирующая клетка крыла в гиподерме или ее потомки, должно быть, были уничтожены, и никакой замены другой не произошло, как показал дефект.

Молодая наука о механике развития приписывает положению клетки посреди группы клеток определяющее значение в отношении ее дальнейшей судьбы, и что касается клеток сегментирующейся яйцеклетки, то это, по-видимому, верно в определенных случаях, но предположение может быть верным в целом разве что в очень второстепенном смысле. Формирующая клетка крыла не становится тем, что она есть, из-за ее относительного положения в организме. Если бы это было так, то не могло бы случиться, чтобы вместо ножки развилось крыло, как это наблюдалось у *зигены*, и не могло бы быть ни одной из тех уже упомянутых деформаций, к которым применяется название "Гетеротопия" и которые заключаются в развитии органов определенного нормального строения или, во всяком случае, внешне нормального строения в совершенно необычных местах, например, антенны на тазу ножки, или ножки вместо антенны (у *Sirex*), или вместо крыла. Следовательно, не какое-то влияние извне превращает эту конкретную кожную клетку гусеницы в зародыш крыла, но *причина кроется в ней самой*, в ее собственном строении. Как вся масса детерминант для всего организма и для всех стадий его развития должна содержаться в яйцеклетке и сперматозоиде, так и примитивная клетка крыла бабочки должна содержать все детерминанты для построения этой сложной части; и если клетка в ходе развития займет неправильное положение из-за того или иного нарушения, из нее может развиваться крыло в этом положении, если условия не слишком сильно различаются. Эти гетеротопические явления представляют собой дополнительное доказательство существования детерминант, поскольку они совершенно непонятны без предположения о "первичных составляющих" или *Анлагене*.

Гипотеза о детерминантах в зародышевой плазме настолько фундаментальна для моей теории развития, что я хотел бы привести еще один пример в ее поддержку и обоснование. Конечности животных с суставчатыми ногами, или членистоногих, первоначально возникали по паре на каждом сегменте тела, и поначалу они были похожи или очень похожи как по своим функциям, так и по форме. Мы находим иллюстрацию этого у многоножек, и еще больше у видов интересного рода *Peripatus*, который напоминает их внешне, а также у плавающих и ползающих щетиноногих морских червей (*Chaetopods*), принадлежащих к типу

кольчатых червей. Мы можем довольно хорошо представить себе, что весь ряд этих придатков был представлен в зародышевой плазме единственной детерминантой или группой детерминант, которые требовалось только умножать в процессе развития. Не оспаривая, имело ли это место в действительности у примитивных членистоногих или нет, несомненно, что это больше не может иметь места в зародышевой плазме современных членистоногих. В них каждая пара придатков должна быть представлена определенным определителем. Мы должны заключить это из того факта, что несколько пар этих придатков изменялись передающимся образом, независимо друг от друга, ибо некоторые из них являются челюстями, другие плавающими ногами или просто носителями жабр или яиц; третьи являются ходячими ногами, роющими ногами или прыгающими ногами. У ракообразных клешня, похожая на щипцеобразную, часто опирается на первый из сходно устроенных в остальном придатков, или также на второй или третий, или щипцов может и не быть, и так далее; короче говоря, мы видим, что каждая отдельная пара независимо приспособилась к образу жизни своего вида. Это могло быть возможно только в том случае, если бы каждый из них был представлен в зародышевой плазме элементом, вариации которого вызывали *вариации только в этой одной паре ног, и ни в какой другой*.

Возможно, можно возразить, что различия в придатках вполне могли возникнуть просто во время развития животного, в то время как первичные составляющие были одинаковыми для всех, так что было бы достаточно одного детерминанта в зародышевой плазме. Но это могло иметь место только в том случае, если бы различия зависели не от внутренних, а от внешних причин, то есть если бы одни и те же первичные составляющие дали начало набору придатков, которые стали разными, потому что они были подвержены в ходе своего развития различным модифицирующим воздействиям. Но это не так, по крайней мере, не в той степени, в какой этого требовало бы предположение. Можно ли предположить, что, например, прыгающие ноги водяной блохи (*Gammarus*) являются необходимым следствием несколько расходящейся формы сегментов, из которых они растут? Прямое доказательство обратного можно найти в "Гетеротопии", поскольку там, где у краба обычно находится задняя конечность, модифицированная для удержания яиц, в исключительных случаях может развиваться обычная ходячая нога (рис. 90, Бете), или придаток, напоминающий антенну, может занять место удаленного глаза (Хербст). Но если бы в зародышевой плазме действительно был только один детерминант для всех придатков, то все они по необходимости были бы одинаковыми, за исключением больших или меньших различий, которые могли бы наложить на них отпечаток роста из сегментов, отличающихся по размеру и питанию. Однако таких различий далеко не достаточно для объяснения значительных отклонений, наблюдаемых среди придатков большинства видов ракообразных, и еще меньше для объяснения их адаптации к совершенно различным функциям.

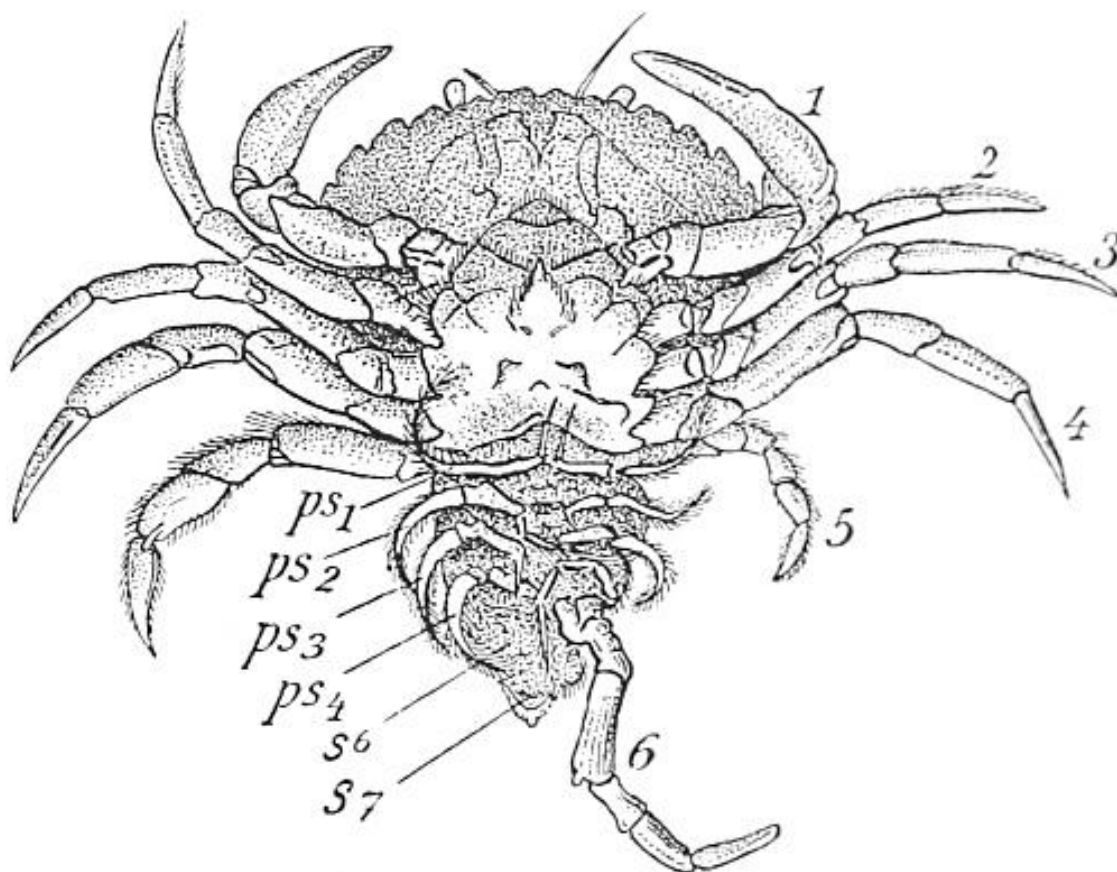


Рис. 90. Обыкновенный береговой краб (*Carcinus maenas*), если смотреть снизу, с загнутым назад брюшком. На месте плавательного элемента, который должен нести пятый брюшной плавательный элемент, с левой стороны выросла ходячая нога, которая по праву должна принадлежать правой стороне (6). 1-5, грудные конечности, *ps*1-4, плавательные элементы правой стороны. *s*6, *s*7, задние сегменты брюшка. После Бете.

Не нужно воображать, что мой аргумент можно опровергнуть, сказав, что *один* придаток-детерминанта зародыша может в ходе развития расщепляться на ряд различных придатковых детерминант. Тогда возникнет вопрос, как он может это сделать? И ответ не может быть иным, чем то, что единственный первый определитель содержал в себе несколько различных видов элементов, которые впоследствии разделились, чтобы по-разному определять различные придатки. Но это всего лишь другой способ сказать, что этот единственный детерминант на самом деле включает в себя несколько различных детерминант. Ибо детерминанта означает не что иное, как элемент зародышевой субстанции, присутствием которого в зародыше обусловлено специфическое развитие определенной части тела. Если бы мы могли удалить детерминанты определенного придатка из зародышевой плазмы, этот придаток не развивался бы; если бы мы могли заставить его изменяться, придаток также получился бы другим.

В этом общем смысле детерминанты зародышевой плазмы не гипотетичны, а действительны; это так же верно, как если бы мы видели их своими глазами и следили за их развитием. Гипотеза начинается тогда, когда мы пытаемся создать существа из плоти и крови из этих простых символов и сказать, как они устроены. Но даже здесь есть некоторые вещи, которые можно утверждать с уверенностью; например, что они *не* являются миниатюрными моделями, в смысле Бонне, частей, которые они определяют; и, далее, что они не являются безжизненным материалом, простыми субстанциями, но живыми частями, жизненно важными единицами. Если бы это было не так, они не оставались бы такими, какие они есть

на протяжении всего процесса развития, а были бы вытеснены и уничтожены метаболизмом, вместо того чтобы доминировать в нем, как это может делать только живая материя, несомненно подвергаясь окислению, но в то же время ассимилируя материал извне и тем самым разрастаясь. Не может быть безжизненных детерминант; они должны быть живыми единицами, способными к питанию, росту и размножению путем деления.

И теперь мы подошли к тому моменту, когда обсуждение организации живой субстанции в целом может быть лучше всего перенесено.

Венский физиолог Эрнст Брюкке сорок лет назад выдвинул теорию о том, что живая материя не может быть простой смесью химических молекул любого вида; она должна быть "организована", то есть состоять из маленьких, невидимых, жизненно важных единиц. Если, как мы, безусловно, должны предположить, механическая теория жизни верна, если нет жизненной силы в смысле "натурфилософии", утверждение Брюкке, несомненно, верно; ибо случайное сочетание молекул могло бы вызвать явления жизни не в большей степени, чем *одиночная* молекула, потому что, насколько показывает наш опыт, молекулы не живут; они ни ассимилируются, ни растут, ни размножаются. Следовательно, жизнь может возникнуть только в результате определенной комбинации разнообразных молекул, и все живое вещество должно состоять из таких определенных групп молекул. Вскоре после Брюкке Герберт Спенсер аналогичным образом предположил реальность таких жизненно важных "единиц", и то же самое предположение было сделано в более позднее время Визнером, Де Фрисом и мной. В то же время мы не можем сказать ничего более определенного о составе этих носителей жизни, или "биофоров", как я их называю, чем то, что молекулы белка, вода, соли и некоторые другие вещества играют главную роль в их составе. Это было обнаружено при анализе мертвой протоплазмы; но в какой форме эти вещества содержатся в биофорах и как они воздействуют друг на друга, чтобы вызвать явления жизни, проходя через непрерывный цикл разрушений и реконструкций, все еще полностью скрыто от нас.

Однако здесь мы не имеем к этому никакого отношения; мы довольствуемся тем, что распознаем в биофорах характеристики жизни и представляем себе, что все живое вещество, клеточное вещество и ядерное вещество, мышечное вещество, нервное вещество и вещество желез, во всех их разнообразных формах, состоят из биофоров, хотя, конечно, и самого разнообразного состава. Должно быть бесчисленное множество видов биофоров во всех разнообразных частях миллионов форм жизни, которые сейчас обитают на земле; но все они должны быть сконструированы по определенному фундаментальному плану, который обуславливает их удивительную способность к жизни; все обладают фундаментальными признаками жизни — диссимиляцией, ассимиляцией, ростом и размножением путем деления. Мы также должны приписать им в некоторой степени силу движения и восприимчивости.

Что касается их размера, мы можем только сказать, что они находятся намного ниже пределов видимости, и что даже мельчайшие гранулы, которые мы едва можем разглядеть с помощью наших самых мощных микроскопов, не могут быть маленькими отдельными биофорами, а должны быть их совокупностями. С другой стороны, биофоры должны быть крупнее любой химической молекулы, потому что сами они состоят из группы молекул, среди которых есть некоторые сложного состава и, следовательно, относительно значительного размера.

Теперь можно спросить, не идентичны ли детерминанты, существование которых мы уже предположили, этим "биофорам" или мельчайшим живым частицам; но это не так, по крайней мере, в общем случае. Мы называли детерминантами те части зародышевого

вещества, которые определяют "наследственный характер" организма; то есть, присутствие которых в зародыше определяет, что определенная часть тела, состоит ли она из группы клеток, отдельной клетки или части клетки, будет развиваться определенным образом, и вариации которых вызывают вариации только этих конкретных частей.

Опять же, можно спросить, насколько большими и насколько многочисленными могут быть такие "наследственные части", соответствуют ли они каждой отдельной части клетки, или каждой клетке организма, или только более крупным группам клеток. Очевидно, что области, которые определяются индивидуально у зародыша, должны различаться по размеру, в зависимости от того, имеем ли мы дело с организмом, который мал или велик, прост или более сложен. Одноклеточные организмы, такие как инфузории, вероятно, обладают особыми детерминантами для ряда клеточных органов и клеточных частей, хотя мы не можем непосредственно наблюдать независимую и передающуюся по наследству вариацию этих органов; низшим многоклеточным животным, таким как известковые губки, потребуется относительно небольшое количество детерминант, но у высших многоклеточных организмов, как, например, у большинства членистоногих, их количество должно быть очень высоким, достигая многих тысяч, если не сотен тысяч, поскольку у них почти все в организме специализировано и, должно быть, варьировалось в результате независимых вариаций от организма. зародыш. Так, у многих ракообразных обонятельные волоски располагаются поодиночке на особых сочленениях усиков, и число сочленений, снабженных обонятельными волосками, различно у разных видов; размер самих обонятельных волосков также сильно различается, будучи, например, гораздо меньше у нашего обыкновенного *Asellus*, чем у слепой формы из глубин наших озер, у которой отсутствие зрения компенсируется повышенной остротой обоняния. Таким образом, обонятельные волоски сами по себе могут передаваемо изменяться, в то время как любое сочленение антенн также может производить их независимо друг от друга в результате изменения. В этом случае, соответственно, мы должны предположить, что существуют особые детерминанты для обоняния - волоски и сочленения усиков. Но мы не можем всегда и везде относить идентичные или приблизительно сходные органы, когда их много, к соответствующему числу детерминант. Конечно, волоски млекопитающих или чешуйки на крыльях бабочек не все изменяются индивидуально и независимо, но волоски определенного региона изменяются вместе и поэтому, вероятно, представлены в зародышевой плазме одним детерминантом. Эти участки часто кажутся очень маленькими, что лучше всего видно по тонким линиям, пятнам и полосам, образующим отметину на крыле бабочки, и еще больше по пахучим чешуйкам, встречающимся у некоторых бабочек, как, например, у голубых бабочек (*Lysæna*). Эти маленькие чешуйки в форме лютни встречаются не у всех видов, и они встречаются в очень неравном количестве даже у тех, кто ими обладает; есть определенные виды, у которых их всего около дюжины, и все они расположены на одном маленьком пятнышке крыла. Поскольку эти пахучие чешуйки, должно быть, возникли как модификации обычных волосоподобных чешуек, как продемонстрировал один из моих учеников, доктор Келер, путем сравнительных исследований, эти обычные волосоподобные чешуйки должны были передаваться по наследству в определенных местах, то есть их детерминанты менялись, в то время как детерминанты окружающих чешуек - нет.

То же самое происходит и в отношении звукообразующего аппарата многих насекомых. Многие кузнечики издают звуки, поигрывая бедром задней ноги на крыле, другие - потирая одно переднее крыло о другое, и, действительно, всегда одной конкретной венной в одной определенной вене в другом. Один из них служит смычком, другой - струной скрипки, а смычок снабжен зубцами (рис. 91), расположенными рядом друг с другом в длинный ряд, которые выполняют ту же функцию, что и колпак скрипки, то есть попеременно захватывают

и отпускают струны и, таким образом, производят громкие вибрации. Мои ученики, доктор Петрункевич и доктор Георг фон Гуайта, недавно доказали, что эти зубы возникли как модификации волосков, которые разбросаны повсюду по крылу и ножке. Но только в этом одном месте, на так называемой "стридулирующей жилке", они были модифицированы для образования стридулирующих зубов (*schr*). Таким образом, эта вена должна быть способна к трансмиссивной вариации сама по себе, то есть в зародышевой плазме должны содержаться части, вариация которых вызывает вариацию исключительно этой отдельной вены и ее волосков, возможно, даже вариацию только определенных волосков на этой вене.

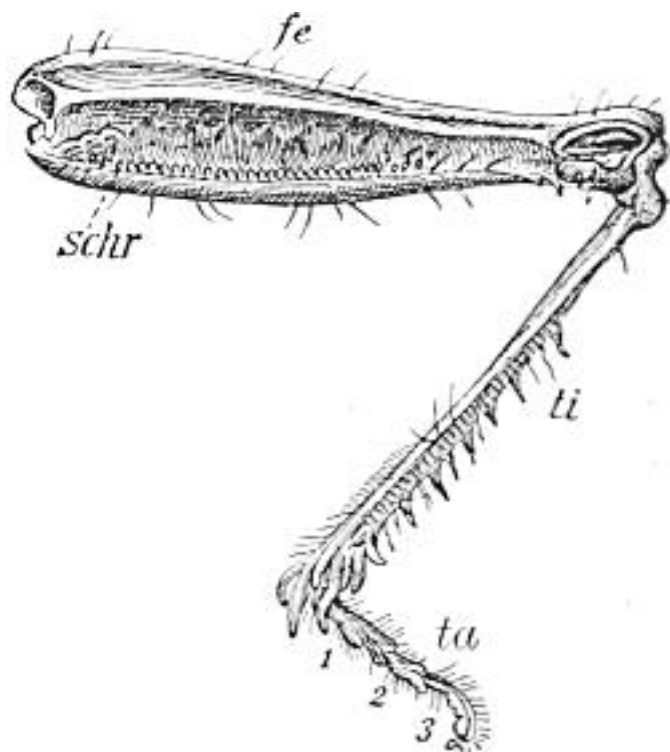


Рис. 91. Задняя нога локустиды (*Stenobothrus protorma*), после грабера. *fe*, бедренная кость. *ti*, большеберцовая кость. *ta*, предплюсневые суставы. *schr*, выступающий гребень.

С другой стороны, существуют также большие области, целые клеточные массы тела, которые, по всей вероятности, различаются только *en bloc*, как, например, миллиарды клеток крови у человека, сотни тысяч или миллионы клеток в печени и других железистых органах, тысячи волокон мышцы, сухожилий или фасции, клетки хряща или кости и так далее. Во всех этих случаях может быть достаточно одной детерминанты или, по крайней мере, нескольких в зародышевой плазме. Но во многих случаях невозможно сказать, насколько велик регион, который контролируется одним определяющим фактором, и это, конечно, не имеет никакого значения для теории. У одноклеточных организмов детерминанты будут контролировать части клеток, у многоклеточных организмов часто целые клетки и группы клеток.

Возможно, из этого с некоторой вероятностью можно сделать вывод о природе детерминант, поскольку можно предположить, что отдельные части клеток имеют более простые детерминанты, чем целые клетки и группы клеток. Следовательно, детерминанты в хромосомах одноклеточных организмов часто могут состоять из отдельных биофоров, так что в этом случае концепция биофоров совпадала бы с концепцией детерминант. С другой стороны, в многоклеточных организмах я был бы склонен в целом представлять детерминанту как группу биофоров, которые связаны вместе внутренними силами, образуя высшее жизненное единство. Этот детерминант должен жить как единое целое, то есть

ассимилироваться, расти и размножаться делением, как любая жизненно важная единица, и его биофоры должны быть индивидуально изменчивыми, чтобы отдельные части клетки, контролируемые ими, также могли быть способны к трансмиссивным изменениям. Тому, что это так, учит нас каждая высокодифференцированная клетка высшего животного; даже обонятельные волоски краба имеют ножку, концевой бугорок и внутреннюю нить, а многие мышечные, нервные и железистые клетки гораздо сложнее по структуре.

ЛЕКЦИЯ XVIII

ТЕОРИЯ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ (продолжение)

Структура зародышевой плазмы—Жизненно важные сродства—Деление—О. Главные возражения Хертвига против этой теории —Мужские и женские яйцеклетки филлоксеры демонстрируют дифференциальное деление—Распространение зародышевой плазмы в ходе онтогенеза—Активное и пассивное состояние детерминант—Предопределенность клеток—Нет детерминант признаков—Высвобождение детерминант—Вспомогательная идиоплазма—Личинки лития Хербста—Растительные галлы—Клетки с несколькими факультативными детерминантами—Соединительная ткань у позвоночных—Клетки мезодермы иглокожих—Половой диморфизм—Женские и мужские идентификаторы—Полиморфизм (*Papilio terope*) —Муравьи.

Я попытался доказать, что собственно зародышевую субстанцию следует искать в хроматине ядра зародышевой клетки, а еще точнее - в тех *ids*, или хромосомах, которые, как мы полагаем, содержат первичные составляющие (*Коллаген*) целостного организма. Такие *id* в большем или меньшем количестве составляют всю зародышевую плазму зародышевой клетки, и каждый *id*, в свою очередь, состоит из первичных составляющих или детерминант, то есть жизненно важных единиц, каждая из которых определяет происхождение и развитие определенной части организма. Теперь мы должны попытаться представить себе, как эти детерминанты предопределяют те клетки или группы клеток, которым они соответствуют. При этом нам приходится прибегать к простым гипотезам, и, выдвигая любую такую гипотезу, я хочу четко подчеркнуть, что я лишь развиваю одну из возможностей, которые предлагает наше воображение. Тем не менее, попытка сформировать такую концепцию, безусловно, небесполезна, поскольку только максимально развивая теорию, мы можем использовать ее применительно к конкретным случаям, стимулируя таким образом поиск подтверждающих или противоречивых фактов и постепенно приводя к признанию пробелов или ошибок в теории.

Первое условие, которое должно быть выполнено для того, чтобы детерминант мог управлять ячейкой или группой ячеек, заключается в том, что ему должно удастся проникнуть в них. Его необходимо направлять через многочисленные клеточные деления в онтогенезе, чтобы в конечном итоге он оказался в клетках, которые ему предстоит контролировать. Это предполагает, что каждая детерминанта с самого начала занимает свое определенное положение по отношению к остальным, и что зародышевая плазма, следовательно, является не просто свободной совокупностью детерминант, но что она обладает структурой, архитектурой, в которой каждая отдельная детерминанта занимает свое определенное место. Положение детерминант по отношению друг к другу не может быть случайным, но

частично зависит от их исторического развития на основе более ранних детерминант, унаследованных от предков, частично от внутренних сил, таких, которые, как мы уже предположили, удерживают детерминанты вместе. Лучше всего мы можем обозначить эти гипотетические силы "сродством", и чтобы отличить их от простого химического сродства, мы можем назвать их "жизненно важными". Должны существовать силы, взаимодействующие между различными детерминантами, которые связывают их вместе в живое целое, id, которое может ассимилироваться, расти и размножаться путем деления таким же образом, как мы были вынуждены предположить для более мелких единиц, биофоров и отдельных детерминант. Однако в ids мы можем наблюдать действие этих сил совершенно непосредственно, поскольку каждая хромосома распадается на две половины равного размера при каждом делении ядра, и не под действием внешних сил, например, притяжения, которое, как мы можем предположить, оказывают фибриллы ядерного веретена, а под действием чисто внутренних сил, часто задолго до того, как ядерное веретено вообще сформировалось.

Но если детерминанты должны отделяться друг от друга в процессе развития, чтобы поодиночке проникать в клетки, которые они должны контролировать, id должен обладать способностью не только делиться на дочерние id идентичного состава, но и делиться под определенными воздействиями на непохожие половины, так что два дочерних id содержат разные комплексы детерминант. Первый способ деления id, а вместе с ним ядра и клетки, я называю *erbgleich*, или интегральным, второй *erbungleich*, или дифференциальным. Первая форма размножения - обычная, которую мы наблюдаем повсюду, когда одноклеточные организмы делятся на две равные дочерние единицы или когда клетки многоклеточных тел производят себе подобных путем деления на две части. Второе непосредственно не наблюдается, потому что различие дочерних клеток, пока оно заключается только в идиоплазме, фактически не может быть замечено; оно может быть выведено только из различной роли, которую две дочерние клетки играют в формировании индивидуума. Когда, например, одна из двух сестринских клеток эмбриона дает начало клеткам пищеварительного тракта, а другая - клеткам кожи и нервной системы, я делаю вывод, что материнская клетка разделила свое ядерное вещество по-разному между двумя дочерними клетками, так что одна содержала детерминанты энтодермы, другая - эктодермы; или когда красное и черное пятно лежат рядом и при совершенно одинаковых условиях на крыле бабочки, я делаю вывод, что предковые клетки этих двух пятен разделились по-разному, так что одна из них содержит детерминанты энтодермы. Таким образом, один получил "красные", другой - "черные" детерминанты. Наши глаза не могут уловить разницы между ядерным веществом двух клеток, но то же самое верно и для хромосом отцовского и материнского ядер в оплодотворенной яйцеклетке, хотя мы знаем, что в данном случае они имеют разные тенденции. В любом случае мы не вправе делать вывод из кажущегося сходства половинок хромосом при ядерном делении, что дифференциального деления быть не может. Теоретическая возможность существования такого дифференциального разделения не подлежит сомнению; более того, я склонен сказать, что это легче представить, чем разделение идентификаторов на абсолютно одинаковые половины. И то, и другое мыслимо только в предположении, что существуют силы, которые контролируют взаимное расположение детерминант в ids, то есть в предположении о "сродстве". Я не буду следить за этим дальше, но то, что внутри id действуют силы, которые нам все еще совершенно неизвестны, доказывается при каждом делении ядра *спонтанным* расщеплением хромосом.

Против моей теории были выдвинуты возражения, что такое сложное целое, как id, ни в коем случае не могло бы размножаться путем деления, поскольку не существует аппарата,

который мог бы при разделении на две дочерние единицы восстановить архитектуру, нарушенную ростом. Но это возражение справедливо только в том случае, если мы отказываемся признавать объединяющие силы, "витальное сходство" внутри id, и то же самое верно для меньших витальных единиц. Обычная химическая молекула не может увеличиваться путем деления; если ее разделить принудительно, она распадается на совершенно разные молекулы; только живая молекула, то есть биофор, обладает этим чудесным свойством роста и деления на две половины, подобные самой себе и молекуле-предку, и мы можем утверждать на основании этого, что при разделении ids силы притяжения и отталкивания также должны действовать[19].

[19] В моей книге "*Зародышевая плазма*" Я уже предположил существование "сил притяжения" в детерминантах и биофорах, как и в клетках. Я, действительно, не вдавался в подробности, но я аргументировал на той же основе, что и сейчас (*Зародышевая плазма*, стр. 64, английское издание). Мои критики упустили это из виду.

Я не вижу причин, почему бы нам не предположить существование таких сил, когда мы делаем предположение, что сотни атомов, которые, согласно нашим современным представлениям, составляют молекулу белка и определяют ее природу, удерживаются благодаря сродству в этом определенном и чрезвычайно сложном расположении. Или мы должны предположить, что между комплексом атомов молекулы и следующим по уровню комплексом атомов биофора, детерминанта и ид существует абсолютная демаркационная линия, так что мы должны предположить, что в последнем действуют совершенно иные силы, чем те, которые, по нашему мнению, действуют в первом? Биофор - это, в конечном счете, всего лишь группа молекул, детерминанты - группа биофоров, id - группа детерминант, и все три предполагаемые стадии жизненной организации становятся реальными единицами только благодаря силам, действующим внутри них и объединяющим их в единое целое. Что заставляет гранулы хроматина покоящегося ядра сближаться друг с другом во время клеточного деления, объединяться в длинную лентообразную нить, и что впоследствии заставляет эту нить снова распадаться на определенное количество кусочков? Очевидно, что действуют только внутренние силы, о которых мы не знаем ничего, кроме того, что они действуют.

Позже мы увидим, что это предположение о жизненно важном сродстве должно быть сделано не только в отношении клеток, но также и в отношении целых организмов, части которых объединены внутренней связью и координация которых регулируется силами, о которых у нас пока нет достоверных знаний. Тем временем мы можем обозначить эти силы названием "витальное сродство".

Следует, однако, признать, что против предположения о дифференциальном ядерном разделении наследственной субстанции выдвигались некоторые возражения фундаментального характера. О. Хертвиг считает, что предположение о дифференциальном делении по существу несостоятельно, поскольку оно противоречит "одному из первых принципов размножения", поскольку "физиологически фундаментальным свойством каждого живого существа является способность сохранять свой вид".

Это, безусловно, кажется так, но более пристальное изучение показывает, что этот "принцип", хотя и достаточно правильный, если брать его в самом общем смысле, на самом деле не охватывает факты и, следовательно, не способен подтвердить выводы, сделанные из него. Если бы это утверждение выражало всю истину, то не могло бы быть никакой эволюции от примитивных организмов к высшим, каждое живое существо должно было бы просто воспроизвести точные копии самого себя. Были ли преобразования видов внезапными или

постепенными, были ли они вызваны большими шагами или очень маленькими, они могли произойти только путем нарушения этого так называемого "принципа" подобного порождению подобного. Фактически, мы можем с большей справедливостью утверждать обратное принципу и сказать, что "ни одно живое существо не способно произвести точную копию самого себя", и это верно не только для сексуального, но и для бесполого размножения.

В онтогенезе мы видим точно то же самое. У материнской клетки нет двух совершенно одинаковых дочерних клеток, и различия между ними, если они увеличиваются в одном направлении, могут привести у более поздних потомков к целым различиям в структуре. Действительно, весь процесс развития зависит от такого увеличения различий между двумя дочерними клетками - от различий, которые исходят изнутри и определены предопределены. Здесь, опять же, факты не оправдывают нас в превращении в догму утверждения о том, что сохранение своего вида путем создания собственных копий является "фундаментальной способностью" каждого живого существа. Если мы посмотрим на два непосредственно следующих друг за другом клеточных поколения, мы, правда, в большинстве случаев вряд ли сможем заметить какую-либо разницу между ними, точно так же, как в поколениях видов; но если мы сравним конец длинной клеточной линии с началом, тогда разница заметна, и мы признаем, что разница обусловлена постепенным суммированием мельчайших, невидимых отклонений. По моему мнению, эти этапы различия никак не могут зависеть только от прямых внешних воздействий; они проистекают скорее из наследственного вещества, которое клетка получает от яйцеклетки, которая, следовательно, для достижения такой многосторонней и далеко идущей дифференциации должна была подвергнуться часто повторяющемуся расщеплению своих качеств. То, что это расщепление не является просто вариацией, которой равномерно подвержено все наследственное вещество дочерних клеток в соответствии с влияниями, зависящими от их положения по отношению к другим клеткам зародыша, станет ясно из случая гребневиков, упомянутого в следующей лекции. Едва ли менее ярким примером являются те животные, у которых яйцеклетки содержат первичные компоненты только для одного пола, у которых, другими словами, есть "мужские" яйцеклетки и "женские" яйцеклетки. Так обстоит дело, например, с коловратками и растительными вшами, такими как вредитель винограда, *филлоксеры*. Здесь яйца, из которых развиваются самцы, меньше тех, из которых рождаются самки. Первичные составляющие как самца, так и самки не содержатся, как у большинства животных, в одной и той же яйцеклетке, которые могут высвобождаться с той или иной стороны под воздействием неизвестных нам факторов, но в каждой яйцеклетке присутствует только один из двух наборов первичных составляющих, и в этом случае, следовательно, развитие гермафродитов, которые нередко встречаются у других животных, было бы невозможным. Но все эти яйцеклетки были произведены одной примитивной репродуктивной клеткой, и, следовательно, при одном из делений, подразумеваемых при размножении этой первой клетки, должно было произойти отделение мужских от женских первичных компонентов, то есть дифференциальное разделение наследственной субстанции, которое невозможно объяснить никакими внешними или межклеточными влияниями.

Таким образом, если существует дифференциальное разделение *ids*, а вместе с ними и всей идиоплазмы, то зародышевая плазма оплодотворенной яйцеклетки должна быть разделена в ходе онтогенеза на все более мелкие группы детерминант. Я представляю себе, что это происходит следующим образом.

У многих животных оплодотворенная яйцеклетка делится при первой сегментации на две клетки, одна из которых дает начало преимущественно внешнему, а другая - внутреннему зародышевому слою, как, например, у моллюсков. Давайте теперь предположим, что это имеет место в целом, так что один из первых двух бластомеров дает начало всей эктодерме, другой - всей энтодерме; здесь мы должны иметь дифференциальное разделение, поскольку значение для развития ("перспективное" по Дришу) примитивной клетки эктодермы совершенно иное, чем значение для примитивной клетки энтодермы, первая дает начало коже и нервной системе с органами чувств, в то время как вторая дает начало пищеварительному каналу с печенью и т.д. Я заключаю, что благодаря этому этапу сегментации детерминанты всех клеток эктодермы отделяются от детерминант клеток энтодермы; детерминантная архитектура *ids* у таких видов должна быть построена таким образом, чтобы при первом расщеплении яйцеклетки ее можно было разделить на эктодермальную и энтодермальную группы детерминант. Такие дифференциальные деления всегда будут происходить в эмбриогенезе, когда необходимо разделить клетку на две дочерние клетки, имеющие неодинаковое значение для развития, и, следовательно, они будут продолжать происходить до тех пор, пока детерминантная архитектура *ids* не будет полностью проанализирована или разделена на различные виды детерминант, так что каждая клетка в конечном итоге содержит только один вид детерминант, тот, которым определяется ее собственный особый характер. Этот характер, конечно, заключается не только в его морфологической структуре и химическом составе, но и в его коллективной физиологической способности, включая способность к делению и продолжительность жизни[20].

[20] Недавно Эмери привлек внимание к другому прямому доказательству существования дифференциального деления клеток и ядер. Согласно наблюдениям, сделанным Giardina, у водяного жука (*Dytiscus*) одна примитивная яйцеклетка через четыре последовательных деления дает начало пятнадцати питательным клеткам и одной четко очерченной яйцеклетке. Но только половина ядерного вещества принимает участие в этих делениях, остальное остается неактивным в конденсированном, мутном состоянии. "Смысл всего процесса, очевидно, заключается в том, что масса зародышевой плазмы в целом передается яйцеклетке, в то время как питательные клетки получают только принадлежащие им ядерные компоненты" (*Biol. Sentралбл.*, 15 мая 1903 г.).

Но эмбриогенез протекает не только путем дифференциальных делений, поскольку интегральные деления часто интерполируются между ними, всегда, например, когда у билатерального животного эмбриональная клетка должна произвести путем деления на две части соответствующий орган для правой и левой сторон тела; например, при делении примитивной половой клетки на зачатки правого и левого репродуктивных органов или при делении примитивной клетки мезодермы на правую и левую исходные клетки мезодермы, но также и позже в ходе эмбриогенеза, когда, например, правая или левая примитивная клетка мезодермы образует соответствующие органы. репродуктивная клетка размножается на большое количество примитивных зародышевых клеток, или при размножении клеток крови, или эпителиальных клеток определенного региона; короче говоря, всякий раз, когда материнские и дочерние клетки имеют одинаковое значение для развития, то есть когда им предстоит стать не более чем теми, кем они уже являются. Во всех таких случаях аналогичная группа детерминант или аналогичная единственная детерминанта должна при делении ядра проникнуть в каждую из двух дочерних клеток.

Мне кажется, именно таким образом детерминанты получают доступ в клетки, которые они должны контролировать, путем регулируемого разделения *id* на все более мелкие группы

детерминант, путем постепенного анализа или разделения зародышевой плазмы на идиоплазмы различных стадий онтогенеза. Когда я впервые развил эту идею, я предположил, что процесс расщепления во всех случаях начнется в одно и то же время, а именно при первом делении яйцеклетки. Но с тех пор в спорах, вызванных этой теорией, было выявлено много фактов, доказывающих, что яйцеклетки различных групп животных ведут себя по-разному и что расщепление совокупности первичных составляющих иногда может начаться позже - но я вернусь к этому позже.

Если мы примем гипотезу сегрегации, которая по смыслу аналогична выдвинутой Ру "мозаичной теории", нам должно показаться замечательным, что масса хроматина ядра не становится заметно меньше в ходе онтогенеза и даже в конечном итоге становится невидимой. Детерминанты лежат намного ниже пределов видимости, и если бы действительно существовал только один детерминант, контролирующий каждую клетку, в таком случае не было бы видно хроматина. Фактически, это возражение выдвигалось против меня, хотя я заранее ясно подчеркнул предположение, что детерминанты непрерывно размножаются на протяжении всего онтогенеза, так что по мере уменьшения числа *видов* детерминант, находящихся внутри клетки, увеличивается число покоящихся детерминант каждого вида. Когда, наконец, присутствует только один вид детерминант, возникает целая армия детерминант такого рода.

Из этой концепции постепенного разделения компонентов *id* в ходе развития следует, что мы должны приписать детерминантам два различных состояния, по крайней мере, в отношении их воздействия на клетку, в которой они находятся: активное состояние, в котором они контролируют клетку, и пассивное состояние, в котором они не оказывают на клетку никакого влияния, хотя и размножаются. Таким образом, начиная с яйцеклетки, клеточные деления эмбриогенеза передают массу детерминант, которые активизируются только позже.

Моя концепция того, каким образом детерминанты становятся активными, аналогична той, которую предложил Де Фриз в отношении своих "пангенов", мельчайших жизненных частиц, которые играют определяющую роль в его "теории пангенов", аналогичную той, которую выполняют детерминанты в моей теории зародышевой плазмы. Мне кажется, что детерминанты должны в конечном счете распасться на мельчайшие жизненно важные элементы, из которых они состоят, биофоры, и что они мигрируют через ядерную мембрану в клеточное вещество. Но там должна происходить борьба за пищу и пространство между уже присутствующими протоплазматическими элементами и вновь прибывшими, и это приводит к более или менее заметной модификации клеточной структуры.

Можно было бы предположить, что структура этих биофоров заранее соответствовала определенным составным частям клетки, что существовали, например, мышечные биофоры, которые делают мышцу такой, какая она есть, или что растительные клетки приобрели свои органы, вырабатывающие хлорофилл, благодаря хлорофилловым биофорам. Де Фриз выразил эту точку зрения в своей "пангенетической теории", и я признаюсь, что в то время мне казалось, что в ее пользу можно сказать многое, но сейчас я сомневаюсь, можно ли признать ее общую применимость. Во-первых, мне не кажется теоретически необходимым предполагать, что частицы, которые мигрируют в клеточные тела, сами по себе должны быть хлорофиллом или мышечными частицами; они вполне могут быть только архитекторами этих частиц, то есть частицами, которые благодаря своему взаимодействию с элементами, уже присутствующими в клеточном теле, дают начало хлорофиллу или мышечному веществу. Поскольку мы еще не знакомы с силами, которые управляют этими мельчайшими жизненно важными частицами, а также с процессами, которые приводят к гистологической дифференцировке клеток, пока бесполезно выдвигать какие-либо дальнейшие гипотезы

относительно них. Но в любом случае биофоры, которые преобразуют общий характер эмбриональных клеток в специфический характер конкретной тканевой клетки, сами должны обладать специфической структурой, отличной от структуры других биофоров, поскольку они должны поддерживать преемственность структур, переданных от предков, хлорофилла, мышечного вещества и тому подобного, поскольку мы не можем предположить, что эти структуры, столь своеобразные и сложные по своему химическому и физическому строению, формируются заново, так сказать, путем самопроизвольного зарождения у каждого нового существа, как очень справедливо подчеркнул Де Фриз. Конкретный биофор, например, мышечного вещества, будет вырабатывать это вещество, как только оно попадет в соответствующее клеточное тело, даже если оно само по себе не является сократительным элементом.

К этому следует добавить, что строение тела и отличительные черты организма зависят не только от гистологической дифференцировки клеток, но и в не меньшей степени от их количества и расположения, а также от размера и частоты повторения определенных частей. Эти отличительные признаки столь же постоянны и столь же строго передаются по наследству и могут быть столь же наследственно изменчивыми, как и те, которые зависят от специфической клеточной дифференцировки, и поэтому они также должны определяться определенными элементами зародышевой плазмы. Однако достаточно очевидно, что эти элементы не имеют той же природы, что известные специфические гистологические элементарные частицы; они не могут быть ни нервными, ни мышечными, ни железистыми биофорами. Скорее, они должны быть жизненно важными единицами такого рода, которые сообщают клеткам и линии клеток, в тела которых они мигрируют изнутри ядра, определенную жизненную силу, то есть организацию, которая регулирует размер, форму, количество делений и так далее этих клеток — короче говоря, все их предполагаемое значение. Однако они всегда действуют в сотрудничестве с клеточным телом, в которое проникли.

Повсюду мы должны держаться в стороне от идеи, что "символы" могут передаваться. Действительно, принято говорить так, как если бы это было так, и это также необходимо, потому что мы можем распознать только "признаки" тела, а не сущностную "природу", от которой зависят эти признаки; но определяющие факторы являются не зернами отдельных признаков, а сопутствующими факторами природы частей, на которые они влияют. Не существует особых факторов, определяющих размер клетки, другие - ее специфическую гистологическую дифференцировку, а третьи - продолжительность ее жизни, способность к размножению и так далее; есть только факторы, определяющие всю физиологическую природу клетки, от которой зависят все эти и многие другие "характеристики". Только по этой причине я должен возражать против предположения, что детерминантами зародыша являются готовые гистологические субстанции. Это так же маловероятно, как и то, что их группы в зародышевой плазме являются "миниатюрными моделями" готовых частей тела.

Я представляю процесс клеточной дифференцировки следующим образом: на каждой клеточной стадии онтогенеза детерминанты достигают зрелости и распадаются, так что их биофоры могут мигрировать в клеточные тела, так что качество каждой клетки, таким образом, постоянно контролируется и может быть более или менее изменено или может оставаться неизменным. Под "зрелостью" детерминанты я подразумеваю ее состояние, когда в результате непрерывного деления ее количество увеличилось до такой степени, что может произойти ее распад на биофоры и их миграция в клеточное вещество.

Здесь я должен затронуть еще один момент - вопрос об "освобождении" или "стимулировании" детерминант. Активность органа никогда не зависит только от него

самого; сокращение мышцы вызывается нервным раздражением или электрическим током; активность нервных клеток мозга требует постоянного стимулирования кровотока и не может продолжать существовать без него; специфические сенсорные нервы и клетки органов чувств глаза, уха, обоняния и так далее Побуждаются к активности соответствующими стимулами. То же самое верно и в отношении детерминант, они должны быть "освобождены", если они хотят распределиться и мигрировать в тело клетки; и мы должны спросить, как это происходит, возможно ли это связано только с их собственным внутренним состоянием, которое, опять же, конечно, зависит от условий питания клетки, в которой они находятся, или, возможно, это связано с каким-то специфическим стимулом, который необходим в дополнение к факту "зрелости", подобно тому, как мышца всегда готова сокращаться, но делает это только тогда, когда на нее воздействует специфический стимул.

Поэтому с самого начала я рассматривал, не лучше ли было бы разработать теорию детерминант таким образом, чтобы не было необходимости предполагать распад ид в ходе онтогенеза, а просто рассматривать каждое проявление активности со стороны детерминанта как зависящее от специфического стимула, который во многих случаях может подаваться только определенной клеткой, то есть внутренними воздействиями, а в других случаях может быть обусловлен внешними воздействиями.

Дарвин предположил первую из этих альтернатив в своей теории пангенезиса, которую нам еще предстоит изложить. В ней он приписывает своим "геммулям" способность давать начало определенным клеткам, чего, однако, они могут достичь только тогда, когда достигнут клеток, являющихся генетическими предшественниками тех, которые геммулы должны контролировать. В переводе на язык нашей теории эта точка зрения будет звучать следующим образом: весь комплекс детерминант содержится в каждой клетке, как он содержится в зародышевой клетке, но на каждой стадии онтогенеза, то есть в каждой из развивающихся клеток, "высвобождается" только детерминанта, которая должна контролировать непосредственно следующие клетки, и та через стимул, который специфическая природа клетки предоставляет детерминанте. В этом случае у каждого вида животных обязательно было бы столько специфических стимулов для детерминант, сколько их существует. Это показалось мне невероятным, и я отверг гипотезу из-за огромного количества специфических стимулов, которых она требует, но также и по другим причинам, которые будут затронуты в ходе этих лекций.

Хотя предположение об автономном распаде детерминантных комплексов ид в ходе онтогенеза кажется мне императивным, я ни в коем случае не отвергаю вмешательство освобождающих стимулов, более того, я рассматриваю их взаимодействие как необходимое. Позже мы обсудим случаи, в которых определенно доказуемо, что в клетке могут присутствовать два альтернативных набора гомологичных детерминант, но что в любом случае активируется только одна из них, факт, который мы можем объяснить только в предположении, что только на одну из них влияет специфический высвобождающий стимул. Феномены регенерации, полиморфизма, образования зародышевых клеток и т. Д. Вынуждают нас предположить, что многочисленные клетки, даже после завершения формирования организма, содержат два или более видов детерминант, в некотором смысле неактивной "вспомогательной идиоплазмы", каждая из которых может контролировать клетку в отдельности, хотя на самом деле она контролирует ее только тогда, когда на нее воздействует соответствующий высвобождающий стимул. Я высказал эту точку зрения несколько лет назад, когда пытался более точно определить роль, которую играют "внешние воздействия как стимулы развития"[21]. Таким образом, это не значит, что я недооцениваю важность внешних воздействий на организм, но я полагаю, что еще большая часть

определения того, что должно произойти в определенный момент, зависит от основных составляющих, и что они не одинаковы во всех частях тела.

[21] *Äussere Einflüsse als Entwicklungsreize* [External Influences as Stimuli to Development], Jena, 1894.

Следовательно, все живые процессы, как процессы роста, так и дифференцирования, всегда зависят от взаимодействия внешних и внутренних факторов, окружающей среды и живой субстанции, и результаты этого взаимодействия, а именно структура тела и его частей, неизбежно должны проявляться по-разному, не только при изменении зародышевой субстанции, но и при изменении существенных условий развития. Но давно известно, что строение зародыша является, безусловно, наиболее мощным фактором и что природа результатов развития зависит от него в гораздо большей степени, чем от внешних условий. Условия, такие как тепло, могут изменяться в определенных пределах, и все же лягушачья яйцеклетка становится лягушкой; хотя из этого не следует, что результат развития не может быть изменен в результате определенных изменений условий. Интересные эксперименты, проведенные Хербстом с яйцами морских ежей, показали, что в искусственно измененной морской воде, в которой соли натрия в незначительной степени заменены солями лития, из этих яиц развиваются личинки, которые лишь отдаленно напоминают нормальное строение и сильно отличаются от него как по внешней форме, так и по строению скелета.

Такие личинки не способны выживать и вскоре погибают; однако они представляют большой интерес с точки зрения нашей теории, поскольку показывают, что детерминанты не создают одинаковую структуру при всех обстоятельствах, но что, как я уже сказал, они являются жизненно важными единицами специфического состава, которые играют определенную роль в ходе развития и при нормальных внешних воздействиях дают начало нормальным частям, в то время как при необычных воздействиях, если они не таковы, чтобы полностью препятствовать развитию, они могут дать начало части аномально сформированной. Не следует забывать, что большинство составных частей — фактически, строго говоря, все части — животного контролируются не одним детерминантом, а многими, которые последовательно определяют характер клеток и определяют путь развития рассматриваемой части. Нет детерминант "признаков", а есть только части; зародышевая плазма содержит детерминант "искривленного носа" не больше, чем детерминанты хвостатого крыла бабочки, но она содержит ряд детерминант, которые так контролируют всю группу клеток на всех ее последовательных стадиях, ведущих к развитию носа, что в конечном итоге должен получиться искривленный нос, точно так же, как крыло бабочки со всеми его венами, мембранами, трахеями, железистыми клетками, чешуйками, пигментными отложениями и заостренным хвостом возникает в результате последовательного взаимодействия многочисленных клеток. детерминанты в процессе клеточного размножения.

Но в обоих процессах мы должны предполагать *нормальные условия развития*. Что касается бабочки, то мы знаем, что ненормальные условия, такие как холод в период куколки, могут вызывать значительные изменения в окраске и маркировке крыла, а что касается носа, то едва ли можно сомневаться в том, что, например, постоянное давление на область носа приведет к значительному отклонению от наследственной формы.

Аналогичен случай с личинкой лития. Здесь химические условия первых сегментирующих клеток модифицируются присутствием солей лития, и детерминанты, которые выходят из ядра в первом и последующих поколениях клеток, находят необычную почву для своей активности, которая все дальше и дальше отклоняется от нормы с каждым последующим поколением клеток. Таким образом, все животное аномально сформировано. Этот процесс,

возможно, можно сравнить с растением, которое является отрицательно геотропным и положительно гелиотропным, то есть стебель которого имеет тенденцию расти прямо вверх, в то время как все его зеленые части растут навстречу свету. Если на растение такого вида падать свет только с одной стороны, то стебель с листьями будет расти наклонно в эту сторону. Если затем повернуть растение так, чтобы оно получало свет с другой стороны, то стебель в своем дальнейшем росте будет изгибаться в направлении, противоположном тому, которое он принимал ранее, и поэтому, постоянно изменяя положение растения по отношению к свету, можно было бы — по крайней мере теоретически — получить растение с зигзагообразным стеблем. Но это было бы не представлять какие-либо доказательства против присутствия факторов; нет торчком сдерживать *minants* больше, чем "зигзаг" детерминанты " или " кривой нос факторов, но есть факторы, контролирующие природу клеток, которые порождают, при нормальных условиях развития, с прямым стеблем, в ненормальных условиях, чтобы зигзаг стебель, или плоский нос, а не криво, и так далее.

Это соображение должно прояснить, что галлы растений ни в малейшей степени не являются камнем преткновения для теории детерминант, как некоторые предполагали. Конечно, не может быть никаких "детерминантов галлюцинации", поскольку галлюцинации не являются передающимися по наследству приспособлениями растений, на которых они встречаются; они возникают исключительно через личинки галлюциногенного насекомого, отложившего яйца в тканях растения. Но специфическая природа различных видов растительных клеток, предопределенная их детерминантами, такова, что из-за ненормальных воздействий, оказываемых на них личинками, они вынуждены реагировать особым образом, что приводит к образованию галлов. Достаточно удивительно, что эти аномальные стимулы должны быть так точно распределены и отрегулированы, что в результате получается такая специфически определенная структура, и в этом случае, очевидно, положение дел сильно отличается от того, которое наблюдается в большинстве других процессов развития, в которых главный определяющий фактор скорее подразумевается в природе идиоплазмы, то есть детерминант, чем в природе внешних воздействий. Здесь, однако, специфическая структура желчи зависит главным образом от качества, разнообразия и последовательных эффектов внешних воздействий или стимулов. Обсуждая влияние окружающей среды, я еще раз вернусь к галлам.

Мои определяющие факторы обычно рассматривались так, как если бы они были подобны зернам, из которых при неблагоприятных условиях либо ничего не может прорасти, либо просто определенному виду растения, из которого произошло само семя.

Это сравнение, однако, следует воспринимать *cum grano salis*. Вся яйцеклетка, безусловно, сравнима с зернышком, но отдельные детерминанты или группы детерминант всегда будут способны адаптироваться к различным воздействиям и оставаться активными даже в слегка ненормальных условиях, хотя в этом случае результирующие структуры могут несколько отличаться. Эта относительная пластичность необходима даже в отношении непрерывных взаимных адаптаций растущих частей организма. Клетки, живущие рядом друг с другом в одно и то же время, не только взаимно влияют друг на друга, но и это влияние распространяется на всю клеточную цепочку. Ни одна клетка или группа клеток в организме не развивается независимо от всех остальных, но у каждой есть свой наследственный ряд клеток, от детерминант которых она до сих пор зависит, поскольку они принимали участие в определении ее собственной природы, так сказать, обеспечивая почву, в которую в конечном итоге из ядра будут посеяны ее собственные детерминанты, и влияние которых изменяет эти последние в соответствии с их качеством. Следовательно, мы могли бы сказать, что каждая часть определяется всеми детерминантами ее клеточных предков.

Если против учения о детерминантах выдвигается несомненный факт зависимости индивидуального развития от внешних условий, или способность организмов к функциональной адаптации, или особенно способность некоторых частей организма принимать различную форму в ответ на различные стимулы, я могу только сказать, что не вижу причин, по которым определенные клетки и массы клеток не должны быть изначально приспособлены к тому, чтобы по-разному реагировать на различные стимулы.

Поэтому я не вижу противоречия теории детерминации, когда, например, у высших позвоночных клетки соединительной ткани демонстрируют большое разнообразие форм, превращаясь в рыхлую "наполняющую" соединительную ткань в одном месте, в напряженную фасцию, связку или сухожилие в другом, в зависимости от того, подвергаются ли они легкому давлению со всех сторон или более сильному с одной стороны. Я не вижу никаких трудностей в том факте, что эта соединительная ткань образует в одном случае костную ткань с наиболее точной адаптацией ее микроскопической структуры к условиям стресса и давления, которые воздействуют на соответствующее место, или в другом случае хрящевую ткань, когда клетки подвергаются переменному давлению (как на поверхности суставов), или даже в том, что она дает начало кровеносным сосудам, когда давление циркулирующей крови и напряжение окружающих тканей обеспечивают необходимый стимул. Легко увидеть, насколько важна, даже насколько необходима многогранность этих клеток для организма, даже если не принимать во внимание такое насильственное вмешательство, как перелом кости, неправильное заживление сломанных концов костей, формирование новых суставов и так далее, и думать только о нормальных явлениях роста. Пока кость растет, она постоянно разрушается изнутри и формируется заново на поверхности, и это происходит благодаря способности клеток соединительной ткани формировать разные ткани под разными воздействиями или стимулами.

Следовательно, мы должны предположить, что в соединительных клетках высших позвоночных бок о бок присутствуют детерминанты костей, хрящей, соединительной ткани в более узком смысле этого слова и кровеносных сосудов, и что та или иная из них активизируется в зависимости от воздействующего на нее стимула. Явления происходят также в развитии низших животных, которые приводят нас к тому же предположению.

Среди них примечательное поведение клеток первичной мезодермы в молодом эмбрионе (гаструле) иглокожих (рис. 92). В точке, где примитивная кишка или архентерон инвагинирует внутрь ранее однослойной бластулы (рис. 92, А), некоторые клетки отделяются (*M*) и перемещаются независимо, постоянно размножаясь при этом, в прозрачную студенистую жидкость (*G*), которая заполняет полость личинки, и там они фиксируются, некоторые на внешнем эктодермальном слое, другие в различных областях и выростах архентерона (*Ms*). В зависимости от того, как эти клетки закрепились в той или иной точке, они становятся соединительнотканными, мышечными или скелетными клетками дермы, или вносят свой вклад в мышечный слой пищеводного канала и водно-сосудистой системы, или, наконец, становятся скелетообразующими клетками известкового кольца, которое окружает пищевод морского огурца. Во всем этом нет ничего, что указывало бы на стремление клеток в одном направлении; напротив, кажется, что судьба отдельных клеток зависит от случайных условий, которые могут привести их в то или иное место.

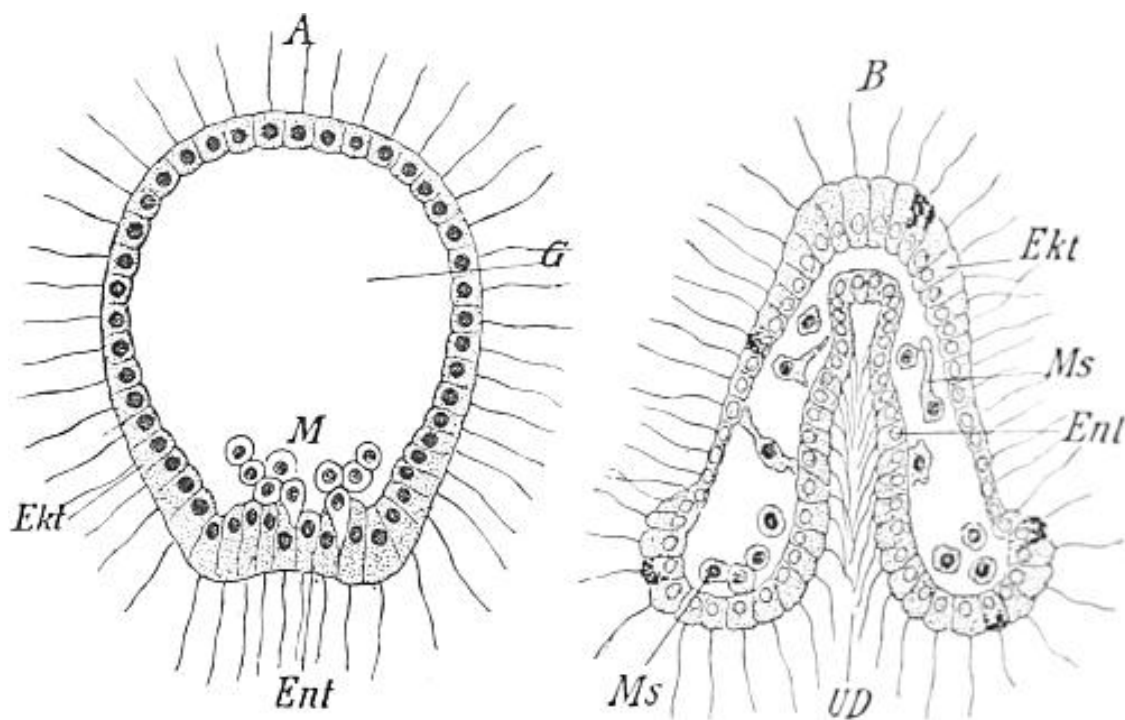


Рис. 92. Личинки иглокожих. А, стадия бластулы; первичные клетки мезодермы (*M*) формируются в области последующей инвагинации энтодермы (*Ent*). *Экт*, эктодерма. В, стадия гастролы; архентерон (*UD*) инвагинирован (*Ent*), и между ним и эктодермой (*Ekt*) клетки мезодермы (*Ms*) мигрируют в студенистую жидкость, которая заполняет эту полость. Там они прикрепляются частично к эктодерме, а частично к энтодерме. В честь Селенки.

Таким образом, существуют три возможности развития, три вида реакций, заложенных в этих клетках, которые все внешне одинаковы, и мы можем понять их роль в построении этого очень симметричного животного, только если предположим, что из этих трех только одна в каждом конкретном случае высвобождается под действием специфического стимула, оказываемого непосредственным окружением клетки, так что она может стать, в зависимости от случайного положения, которое она занимает после своей миграции, либо клеткой кожи, либо мышечной клеткой, либо клеткой, формирующей скелет.

Этот случай можно сравнить в некоторых отношениях с постоянной адаптацией этих гусениц к окраске, в отношении которой Поултон продемонстрировал, что они становятся почти черными, если их выращивать на черновато-коричневой коре, светло-коричневыми на светлой коре и зелеными, если их содержать среди листьев, и во всех случаях так постоянно. В этом случае также вовлеченные пигментные клетки кожи могут развиваться тремя путями, в зависимости от того, высвобождает ли то или иное качество света тот или иной определяющий фактор.

Но во многих случаях мы не знаем качества освобождающего стимула и должны довольствоваться его воображением. Это так и в случае с диморфизмом полов. Ясно, что у самцов вида половые клетки развиваются совершенно иначе, чем у самок, что у каждого пола проявляют активность разные определяющие элементы, и поскольку первичные составляющие обоих полов должны содержаться у большинства животных в яйцеклетке и в сперматозоидах, мы должны предположить, что у обоих видов одновременно существуют "овогенные" и "спермогенные" детерминанты, из которых, однако, только *один* вид становится активным у данной особи. Однако как среди растений, так и среди животных

встречаются гермафродитные особи, у которых оба вида половых продуктов развиваются одновременно или последовательно.

Однако не только первичные половые признаки вынуждают нас предполагать наличие двойных детерминант в зародышевой плазме, вторичные половые признаки делают то же самое. Мы очень хорошо знаем по отношению к самим себе, что "прекрасное сопрано матери может передаваться через сына внучке, а черная борода отца может передаваться через дочь внуку". Таким образом, оба типа сексуальных признаков *должны присутствовать в каждом сексуально дифференцированном существе*, некоторые видимые, другие скрытые. У животных детерминанты иногда передаются от зародышевой плазмы к зародышевой плазме через несколько поколений в латентном состоянии и снова проявляются только в следующем поколении. Так обстоит дело с водяными блохами (дафнидами) и растительными вшами (тлями), у которых сменяют друг друга несколько исключительно женских поколений, и только в последнем из них самцы снова встречаются бок о бок с самками.

Созревшая для развития зародышевая плазма яйцеклетки должна, таким образом, содержать не только детерминанты конкретных яйцеклеток и сперматозоидов данного вида, но также детерминанты всех мужских и женских половых признаков, которые мы подробно обсуждали в разделе о половом отборе. Затем я показал, что эти вторичные половые признаки сильно различаются по размаху и силе, что среди низших животных они почти полностью отсутствуют и что среди высших форм, таких, как ракообразные, насекомые и птицы, они достигают очень различных ступеней развития даже среди одного и того же вида. Таким образом, райские птицы у большинства видов ярко окрашены и украшены декоративными перьями только у самцов, в то время как самки просто черновато-серые, но есть единственный вид, у которого самцы почти так же ярко окрашены, как и самки. И наоборот, мы также обнаруживаем, что у попугаев оба пола обычно окрашены одинаково, но несколько видов демонстрируют совершенно разную окраску у обоих полов. Точно так же вторичные половые различия могут затрагивать лишь несколько частей тела животного или многие другие, в то время как у нескольких видов полы настолько различны по строению, что почти все в них можно назвать разными. Примерами этого являются карликовые самцы большинства коловраток и самцы, еще более мелкие по сравнению с самками, морского червя *Bonellia viridis* (стр. 227).

Теперь мы должны выяснить, к какому теоретическому объяснению этих фактов мы можем прийти в соответствии с теорией зародышевой плазмы. О том, что в зародышевой плазме должны быть допущены двойные детерминанты, мужские и женские, для различно сформированных частей обоих полов, уже говорилось, и мы должны предположить, что тот же самый стимул — обычно неизвестный нам, — который побуждает детерминанты первичных половых признаков к активности, также высвобождает детерминанты вторичных признаков. Но мы можем смело пойти на шаг дальше и заключить, что существуют мужские и женские *идентификаторы*, то есть что мужские и женские детерминанты принадлежат разным идентификаторам. Я делаю это вывод из того факта, что у некоторых групп, таких как коловратки и некоторые вши, яйцеклетки дифференцируются половым путем даже в момент своего зарождения. Самцы и самки этих животных появляются из разных видов яиц, которые даже внешне узнаваемы. Оба развиваются партеногенетически, так что оплодотворение не имеет к этому никакого отношения; следовательно, с самого начала они должны содержать идентификаторы, состоящие из детерминант только одного пола.

Если этот вывод верен, то сексуальное оснащение детерминант половых признаков должно было происходить в ходе филогенеза таким образом, что каждое id было затронуто только в

одном направлении, и мы, таким образом, должны были бы предположить мужские и женские id еще до разделения полов на мужские и женские, и тот же вывод должен быть распространен на первичные половые признаки. Только таким образом мы можем понять тот факт, что различия между полами, вначале незначительные, увеличились в ходе филогенеза до такого полного расхождения в строении, которое сейчас проявляется в названных нами формах, *Bonellia*, коловратках и некоторых паразитических червях.

Но существует не только половой диморфизм, но и диморфизм личинок, например зеленых и коричневых гусениц у определенных видов бражника (*Сфинкс*), и иногда встречаются не только две, но и три или более формы вида; и во всех этих случаях детерминанты отличительных частей должны быть представлены дважды, трижды или несколько раз в каждой зародышевой плазме, в каждой оплодотворенной яйцеклетке, по крайней мере, во всех случаях, когда различные формы живут вместе на одной территории. Обсуждая мимикрию, мы говорили о видах бабочек, которые повсюду были одинаковы или почти одинаковы в мужском роде, в то время как самки не только сильно отличались от самцов, но и сильно различались во многих отношениях между собой. Три различные формы самок *Papilio merops* встречаются в одном и том же регионе Капской колонии, каждая из которых напоминает защищенную модель. Все три формы были получены из яиц одной самки. В этом случае женские идентификаторы зародышевой плазмы должны быть представлены тремя различными наборами, один из которых, когда он находится в большинстве в оплодотворенной яйцеклетке, дает начало *данайской* форме, второй - *ниавиусовой* форме, а третий - *эхериевой* форме вида. С филогенетической точки зрения, вероятно, что каждый из этих трех видов ids возник сам по себе на более ограниченной территории, на которой в изобилии обитала защищенная модель; но при более широком распространении различные ids женского пола смешались вместе, были объединены через самцов в единую зародышевую плазму и теперь иногда демонстрируют все три формы на одной и той же территории. Я сомневаюсь, что существует какая-либо другая теория, которая может предложить интерпретацию этих фактов, и поэтому я рассматриваю их как дополнительные доказательства реального существования ids.

Следует полагать, что полиморфизм общественных насекомых аналогично основан на зародышевой плазме.

У пчел помимо самцов и самок есть так называемые рабочие, и это может зависеть только от наличия особых видов идентификаторов. Рабочие признаки изначально были истинно женскими, но поскольку многие из их детерминант претерпели изменения, полезные для поддержания вида, они были модифицированы в особые "рабочие идентификаторы". Я откладываю пока какое-либо исследование причин, по которым эти идентификаторы стали доминировать в онтогенезе; очевидно, это не может быть связано с простым фактом преобладания над остальными идентификаторами, как я указал в случае бабочек с полиморфными самками.

У многих муравьев разделение труда идет еще дальше; в колонии есть два вида рабочих, обычные рабочие и так называемые "солдаты", и в этом случае идентификатор рабочего, должно быть, развивался в двух разных направлениях в ходе филогенеза и разделился на два вида идентификаторов, так что зародышевая плазма этих видов должна содержать четыре вида идентификаторов.

Я мог бы привести еще много случаев, в отношении которых допущение двух или более видов детерминант кажется обязательным, но я полагаю, что сказанного достаточно, чтобы позволить любому человеку самому придумать другие случаи.

ЛЕКЦИЯ XIX

ТЕОРИЯ ЗАРОДЫШЕВОЙ ПЛАЗМЫ (продолжение)

Взаимодействие детерминант при формировании органа: придатки насекомого—Жилкование крыла насекомого—Деформации у человека—Верхушка ноги мухи—Доказательства существования детерминант—Когти и адгезивные лепестки—Разница между теорией развития и теорией наследственности—Метаморфозы пищевого канала у насекомых—Теория Делажа—теория организма Рейнке-машина—Взгляды Фехнера—Очевидное противоречие фактам механики развития—Формирование зародышевых клеток—Смещение зародышевых областей в гидро— медузоидные полипы — доказательство существования микробных следов.

Было бы бесполезно пытаться угадать расположение детерминант в зародышевой плазме, но, по крайней мере, мы можем сказать, что детерминанты не лежат рядом друг с другом в том же расположении, в каком их детерминанты проявляются в полностью сформированном организме. Это может быть выведено из сложных формирующих процессов эмбриогенеза, в ходе которых многие группы клеток, которые по своему происхождению были далеко друг от друга, объединяются вместе, образуя орган. Таким образом, расположение детерминант в зародышевой плазме не соответствует последующему расположению всего животного, и первичные компоненты *полных* органов не содержатся в зародышевой плазме. Орган, несомненно, *предопределен* в зародышевой плазме, но он не *сформирован* как таковой.

Здесь, опять же, история развития дает нам определенную фактическую основу для работы. Рассмотрим, например, происхождение придатков у тех насекомых, которые в личиночном состоянии не имеют ни ног, ни крыльев, но демонстрируют постепенное появление этих структур из укрытия под покровным скелетом. В этих случаях, как я уже показал в отношении крыльев, развитие конечностей происходит за счет определенных групп клеток кожи. Следовательно, их следует рассматривать как формирующие и, следовательно, наиболее важные и незаменимые части рудиментов, и их можно обозначить имагинальными дисками, как я много лет назад предложил[22] (рис. 89, *ui* и *oi*).

[22] *Die Entwicklung der Dipteren*, Leipzig, 1864.

Но эти клеточные диски содержат не *всю* ножку, а только ее кожный слой, "гиподерму", которая, однако, в данном случае, несомненно, определяет форму. Но внутренние части ноги, особенно нервы, трахеи и, вероятно, также мышцы, сформированы из других групп клеток и вырастают в имагинальный диск снаружи. Нечто подобное, вероятно, имеет место в случае всех органов, которые состоят из множества частей; они, так сказать, собраны воедино из нескольких исходных точек, из различных изначалий; и детерминанты приводятся в взаимодействие, относительная ценность которых в определении формы и функции органа может быть очень разнообразной.

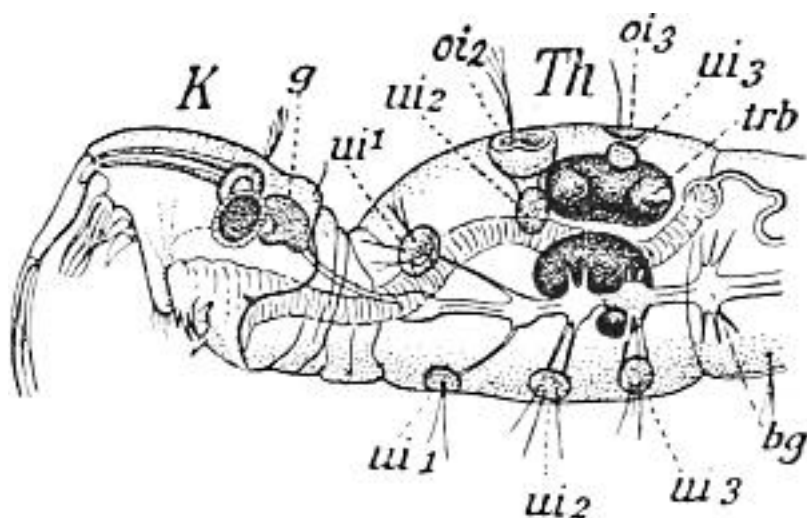


Рис. 89. Передняя область личинки мошки (*Corethra plumicornis*). К, голова. -й, грудная клетка. *ui*, нижние имагинальные диски. *oi*, верхние имагинальные диски. *ui*¹, *ui*² и *ui*³, зачатки конечностей. *oi*² и *oi*³, зачатки крыльев и "баланси́ров". *g*, мозг. *bg*, цепочка вентральных ганглиев с нервами, которые входят в межпозвоночные диски. *trb*, трахеальный пузырь. Увеличен примерно в 15 раз.

Ибо, несомненно, совсем другое дело, несет ли клетка в себе элементы, которые заставляют ее в процессе роста развивать орган, например ногу, вполне определенного размера, скульптуры, количества суставов и так далее, или же она обладает лишь несколько расплывчатой способностью определять, должна ли вырабатываться соединительная ткань или жировая ткань. В первом случае он контролирует всю форму детали, во втором - только заполняет пробелы или откладывает внутри себя жир или другие вещества, если они ему представлены. Между этими двумя крайностями определяющей силы существует множество промежуточных стадий. Клетки, которые содержат детерминанты кровеносных сосудов, трахей или нервов, не обязательно должны быть определены настолько определенно, чтобы они всегда давали начало одним и тем же кровеносным сосудам, одному и тому же разветвлению трахей или одному и тому же раздвоению нервов; они, вероятно, могут обладать не более чем общей тенденцией к образованию таких частей, и особая форма, которую принимают нервы, трахеи или кровеносные сосуды, может быть существенно определена их окружением. Таким образом, при патологических опухолях человека нервы, и особенно кровеносные сосуды, могут развиваться довольно характерным образом, который, конечно, не был определен заранее, но был вызван стимулом, давлением и другими влияниями клеточной основы опухоли. Короче говоря, клетки были определены только до такой степени, что в них присутствовала тенденция давать начало кровеносным сосудам при определенных воздействиях.

Было бы ошибкой, однако, думать о первичных составляющих всех групп клеток как о столь неопределенных. Давайте вспомним, например, жилкование крыла насекомого. Хорошо известно, что это не только совершенно отличается у жуков, бабочек и двукрылых от такового у перепончатокрылых, и опять же отличается у бабочек, но и весьма характерно для каждого отдельного семейства бабочек, да и вообще для каждого рода. Мы не можем представить себе абсолютной уверенности в том, что развитие этих очень характерных и постоянных ветвлений имеет свои корни где-либо еще, кроме как в детерминантах зародышевой плазмы, которые, лежа в определенных сериях клеток, в конечном счете приводят к тому, что определенные серии клеток зачатка крыла превращаются в жилки крыла. Если бы это было не так, как можно было бы понять тот факт, что каждое мельчайшее

отклонение в русле этих жилок повторяется совершенно одинаково у всех особей одного рода, в то время как у всех особей родственного рода жилкование оказывается слегка различным с одинаковым постоянством.

Но совершенно очевидно, что все определения в той или иной степени подвержены модифицирующим влияниям, что они в очень разной степени способны изменяться.

Многие деформации отдельных частей тела у человека и высших животных могут быть отнесены к несовершенному или заторможенному питанию рассматриваемой части во время эмбрионального развития; сами по себе детерминанты не могут сформировать часть, у них должен быть запас формирующего материала, и в зависимости от того, насколько этот материал поступает в избытке или реже, часть получится больше или меньше. Точно так же условия давления окружающих деталей во многих случаях должны оказывать дополнительное или тормозящее влияние или даже могут определять форму. Но вполне возможно, на самом деле даже вероятно, что другие специфические влияния оказывают клетки или клеточные агрегаты, окружающие орган, который находится в процессе формирования, подобно тому, как кол, на котором растет вьющееся растение, может побудить его свернуться кольцом. Если кол отсутствует, predetermined переплетение растения не может достичь более чем очень несовершенного выражения, если оно действительно находит таковое. Спирально свернутая оболочка мышечных клеток, которая так часто встречается вокруг кровеносных сосудов у червей, иглокожих и позвоночных, вероятно, обусловлена сходными процессами, то есть, с одной стороны, специфическим способом реакции, характерным для этих клеток и predetermined еще в зародыше; с другой стороны, внешним воздействием клеточного окружения, без которого детерминация мышечной клетки не высвобождается, то есть не возбуждается к активности.

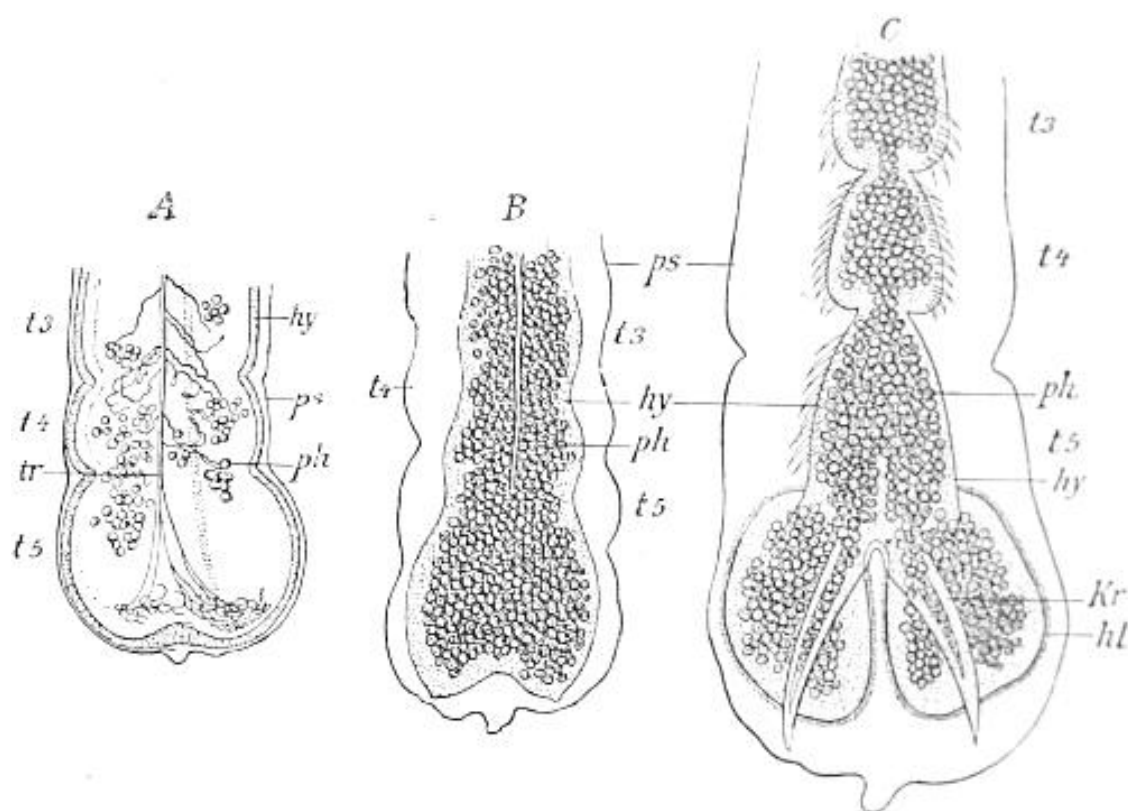


Рис. 93. Развитие конечности у куколки мухи (*Sarcophaga carnaria*). А, верхушка конечности четырехдневной куколки; намек на сочленение; *hy*, гиподерма; *ps*, оболочка куколки; *ph*, фагоциты; *tr*, ветвь трахеи. В, то же самое на пятый день; просвет конечности полностью

заполнен фагоцитами (ph); в последнем суставе предплюсны (t^5) начинает проявляться раздвоенная вершина. C , то же самое на седьмой день; формируются коготки (Kr) и слипающиеся лепестки (hl).

Но даже если для высвобождения каждой детерминанты требуется стимул, независимо от того, заключается ли этот стимул в притоке определенных питательных жидкостей, в контакте с другими клетками или, наоборот, в устранении некоторого давления, ранее оказывавшегося на клетку со стороны ее окружения, материальную причину структуры следует искать не в этих условиях ее появления, а в первичных компонентах, которые были переданы соответствующей клетке или группе клеток из зародыша, другими словами, через ее детерминанты. Как, например, можно заставить тупой округлый бугорок грубого и неуклюже сочлененного клеточного мешка, представляющего лапку насекомого в начале периода куколки (рис. 93, A) утолщаться, сужаться у основания (B) и образовывать суставную поверхность, расширяться на конце и образовывать два острых зазубрина (C), которые загибаются и образуют когти (kr), в то время как под ними находится широкая плоская поверхность. лопасть (hl) растет вперед и из ее правильно расположенных клеток постепенно образует характерный адгезивный орган мухи - как все это могло бы произойти, если бы в этих клетках не содержались особые формообразующие силы, которые определяют их не только по форме и остальному строению, но прежде всего по способности к размножению? Никакой особый внешний стимул не воздействует на еще незаконченный бугорок на лапке мухи, если только это не снятие давления; но это действует регулярно и не может быть причиной роста в определенных местах когтей и клейких лепестков со всеми их характерно расположенными волосками.

Мы должны предположить, что каждая из клеток, составляющих первичный зародыш конечности, обладала определяющей силой, которая заставляла ее расти и размножаться при данных условиях питания и давления предписанным образом и с предписанной скоростью; и мы должны сделать то же предположение в отношении всех дочерних и внучатых клеток и так далее. Строжайшее регулирование способности к размножению каждой из вовлеченных клеток является необходимым условием постоянного производства одних и тех же двух когтей и адгезивных долей, одной и той же формы предплюсневой сустава, одного и того же регулярного волосаного покрова и так далее. Такое точное определение клеток может происходить только с помощью материальных жизненно важных частиц, и именно их я называю детерминантами.

Я уже так много говорил о предполагаемых "детерминантах" зародышевой плазмы, что, возможно, можно было бы предположить, что теперь мы исчерпали тему; но предположение о таких "первичных составляющих" настолько фундаментально не только для моей собственной теории зародышевой плазмы сегодняшнего и завтрашнего дня, но также — если я не сильно ошибаюсь — для всех будущих теорий развития и наследования. Фактически, концепция детерминант еще так мало проникла в сознание биологов, что я не могу оставаться довольным тем, что я уже сказал, но должен попытаться проверить и подтвердить свой тезис дополнительными иллюстрациями.

Насколько мне известно, лишь немногие зоологи прямо и безоговорочно согласились с предположением о детерминантах; с другой стороны, несколько биологов отвергли его как причудливое и несостоятельное, в то время как другие отвергли его как бесполезную игру идеями. Последние, я склонен полагать, не потрудились додумать, в чем заключается идея. Было даже высказано возражение, что не может быть никаких определяющих факторов, потому что мы ничего не можем видеть из них, и что следовательно, они должны быть чистыми плодами воображения, изобретенными для объяснения фактов, которые можно

было бы объяснить гораздо легче и проще каким-либо другим способом. С самого начала я решительно заявлял, что их не видели и никогда не увидят, потому что они лежат намного ниже предела видимости и, таким образом, могут в лучшем случае стать видимыми только тогда, когда они собраны в крупные агрегаты, подобные гранулам хроматина. У меня также нет никаких возражений, если кто-то решит описать все детали их активности как простые гипотезы, такие, например, как их распределение во время развития, их "созревание", их миграция из ядра и способ, которым они контролируют клетку. Все это действительно образная картина, которая может быть в определенной степени правильной, но может быть и ошибочной; в настоящее время формальных доказательств этого получить невозможно; и я буду доволен, если это будет просто признано возможным. С другой стороны, существование детерминант представляется мне в указанном смысле несомненным и доказуемым.

Давайте на мгновение вернемся к когтям и клейким лепесткам, которые развиваются на лапке мухи. Возможно, можно подумать, что можно обойтись без предположения о детерминантах для этих частей, предположив, что, хотя "внешние" воздействия в обычном смысле не могли бы определить, что определенные клетки верхушки ножки должны образовывать когти, а другие адгезивные лепестки, результат мог быть обусловлен различиями межклеточного давления внутри апикального бугорка; они могли быть сильнее в одном направлении, слабее в другом, таким образом побуждая клетки расти здесь в когти, а там в адгезивные лепестки. Если бы нам пришлось просто исходя из строения зародышевой плазмы объяснять онтогенез или развитие этих частей у отдельной мухи, возможно, не было бы радикальных возражений против этой точки зрения, хотя вряд ли было бы возможно объяснить предполагаемые различия в давлении иначе, чем различной интенсивностью роста клеток в различных областях верхушки конечности, что опять-таки следовало бы отнести к различиям в зародышевой плазме. Но когда мы размышляем о том, что эти части изменяются наследственно и независимо от других частей и обязаны своей нынешней форме способности делать это, и что они по-разному сформированы в каждом роде и виде, мы сразу видим, что они должны быть представлены в зародышевой плазме особыми жизненными частицами, которые являются корнями их передающейся изменчивости, то есть которые должны были ранее подвергнуться соответствующей вариации, если сами соответствующие части должны изменяться. Без предшествующей вариации детерминант зародыша невозможно никакое передающееся независимое отклонение со стороны когтей или адгезивных долей животного.

Все противники моей теории упустили из виду этот факт; и Оскар Хертвиг, и Кассовиц забыли, что теория развития - это не теория наследственности; они стремятся только к первой и поэтому оспаривают логическую необходимость допущения детерминант.

Но поскольку это сама основа теории, позвольте мне далее привести следующие соображения в ее пользу.

У насекомых, подвергающихся метаморфозе, более или менее полной трансформации подвергаются не только внешние, но и внутренние части гусеницы или личинки. У мух (Muscidae), например, весь кишечный тракт личинки перестраивается в куколке; фактически он распадается на рыхлую, хлопьевидную, мертвую, но все еще связную массу ткани. Внутри этого возникает новый кишечник, как я показал в ранней работе (1864); и Ковалевский и Ван Рис с тех пор ознакомили нас с интересными деталями этой реконструкции, показав, что новый кишечник возникает из определенных клеток старого, которые присутствуют в кишечнике личинки на определенных довольно больших расстояниях и которые не участвуют в общем разрушении, но остаются живыми, растут и размножаются и образуют

островки клеток в мертвой массе. Эти живые островки, постоянно расширяясь, в конце концов соприкасаются и снова образуют закрытый кишечный канал, который полностью отличается от кишечника личинки своей формой, различными участками и дифференцировкой. В этом случае формирующие клетки имаго-кишечника должны были содержать элементы, которые определили их потомков по количеству, способности к размножению, расположению и гистологической дифференцировке. Другими словами, каждая из этих клеток должна содержать детерминанты определенного ограниченного участка кишечника имаго. Другие клетки кишечного эпителия не могли этого сделать, даже несмотря на то, что они находились в точно таких же условиях, были включены в ту же интимную клеточную совокупность и имели те же питательные возможности. Они распадаются, когда формирующие клетки начинают действовать, ибо до этого последние оставались неактивными и не размножались, хотя они были равномерно распределены между другими клетками. Откуда же тогда могло возникнуть полное различие в поведении этих двух наборов клеток, если оно не зависит от *природы самих клеток*, и как это различие природы могло развиться в ходе расовой истории метаморфоза насекомых, если детерминанты не попали в клетку из зародышевой плазмы — детерминанты, которые обусловили наследственную модификацию одних клеток в клетки кишечника имаго, а других - в кишечник личинки? Совершенно аналогичные процессы были недавно продемонстрированы в отношении реконструкции кишечника личинок у других групп насекомых. Дигенер проделал это, например, для водяного жука (*Hydrophilus piceus*); и несомненно, что все эти перестройки начинаются с особых клеток, которые безразлично располагаются между активными клетками в личиночный период и содержат первичные компоненты для формирования участка кишечника, но которые становятся активными только тогда, когда их жившие до сих пор соседи умирают и распадаются.

Вся реконструкция внешней формы мухи происходит аналогичным образом. Не только конечности, голова, стигматы, но и сама кожа заново формируется из имагинальных дисков. В каждом из брюшных сегментов в течение личиночной жизни образуются три пары маленьких клеточных островков, и они вступают в стадию формирующей активности только после окукливания, когда они быстро размножаются и срастаются вместе, образуя сегмент, размер, форма и внешний вид которого определяются ими самими. Но хорошо известно, что брюшные сегменты мухи отличаются от сегментов личинки очень заметно и во всех отношениях, так что каждый клеточный островок должен содержать детерминанты, которые сильно отличаются от детерминант в клетках оболочки соответствующих личиночных сегментов. Последние распадаются в начале кукольного периода, в то время как первые начинают энергично расти и распространяться. Наиболее примечательным фактом во всем этом деле и, как мне кажется, наиболее поучительным является то, что эти имагинальные диски часто появляются впервые во время личиночной жизни, как я обнаружил в случае с мошкой, *Coretha plumicornis*, в отношении дисков грудной клетки, и как недавно продемонстрировал Бруно Вал[23] в случае с островками клеток брюшной полости. Поскольку у молодой личинки положение последующих имагинальных дисков занимают клетки, которые, по-видимому, ничем не отличаются от остальных клеток кожи и также подвергаются точно таким же внешним и внутренним воздействиям, возникновение из них имагинальных клеток может зависеть только от дифференциального клеточного деления; первичная клетка каждого имагинального диска, должно быть, разделилась в начале формирования диска на личиночную и имагинальную клетки кожи.

[23] Bruno Wahl, *Ueber die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von 'Eristalis' L.*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. lxx. 1901.

У насекомых, у которых личинка и имаго сильно различаются, совершенное насекомое во всех своих основных частях представлено уже в личинке, а именно в особых клетках, которые находятся среди клеток соответствующих частей личинки и заметно не отличаются от них, хотя они снабжены совершенно иными детерминантами и, следовательно, вступают в свою формирующую деятельность гораздо позже и дают начало совершенно иным структурам. Как детерминанты всего животного со всеми его частями содержатся в яйцеклетке, так и детерминанты частей его имагинальной фазы содержатся в этих клетках имагинальных дисков.

В дополнение ко всему этому у нас есть неопровержимые доказательства в пользу теории детерминант в независимых филетических вариациях отдельных стадий развития, от которых зависит весь феномен "метаморфозы", который мы только что рассматривали. Как могла личиночная стадия так сильно отличаться от стадии имаго, если бы первая не подвергалась изменениям, возникающим в зародыше, без воздействия на другую? Если бы эта абсолютная независимость от передаваемой изменчивости отдельных стадий не была необходимым допущением при объяснении метаморфоз и других явлений развития, я счел бы оправданной попытку создать теорию развития без детерминант. Но я вынужден видеть в одном этом факте признание недействительными всех эпигенетических теорий развития, то есть всех теорий, которые предполагают наличие зародышевой субстанции без первичных составляющих, которая может образовать сложное тело исключительно путем постепенного изменения под влиянием внешних воздействий, как экстра-, так и интрас-соматических. Можно представить себе яйцеклетку, в которой живое вещество такого вида, что оно должно определенным образом изменяться под влиянием тепла, воздуха, давления и так далее, что оно должно делиться на сходные, а затем также на непохожие части, которые затем различным образом взаимодействуют друг с другом и дают начало дальнейшим вариациям, которые, в свою очередь, приводят к дифференциациям и вариациям, пока, в конечном счете, мы не получим всю сложную органическую машину полной и "законченной" во всех деталях. Конечно, ни один смертный не мог бы сделать никаких заявлений относительно строения такой субстанции, но даже если мы допустим это, на данный момент, как возможное, как мы можем объяснить передаваемые вариации отдельных частей и стадий развития, от которых зависит вся филогенетическая эволюция?

Как развитие бабочки демонстрирует три основные стадии гусеницы, куколки и совершенного насекомого, каждая из которых является независимой и наследственно изменчивой и, следовательно, подразумевает в зародыше нечто, изменение чего вызывает изменение только на одной стадии, так и онтогенез каждого высшего животного состоит из множества стадий, которые все способны к независимым и передающимся изменениям. Как иначе могли бы мы, человеческие существа, в нашей эмбриональной фазе все еще обладать жаберными дугами наших рыбоподобных предков, хотя и сильно видоизмененными и без жабр? Поистине, тот, кто пытается отрицать, что стадии индивидуального развития способны к независимым и передающимся по наследству вариациям, должен очень мало знать об эмбриологии. Но если факты таковы, как указано, то как их можно согласовать с концепцией зародышевой субстанции, развивающейся эпигенетическим образом? Каждое изменение этого вещества повлияло бы не только на всю *последовательность стадий*, но и на весь организм со всеми его частями. Таким образом, мы также приходим к выводу, что в зародыше должно быть что-то, вариация чего вызывает вариацию только в определенной части определенной стадии. Это нечто мы определяем в нашей концепции "первичных составляющих" (*Anlagen*) - детерминантах. Их не следует рассматривать ни как "миниатюрные модели", ни даже как "семена" частей; они сами по себе не могут произвести ту часть, которую они определяют, но они вызывают изменения в яйцеклетке, в которой они

становятся активными, заставляя ее изменяться таким образом, что в результате образуется соответствующая часть. Хотя я рассматриваю развитие как непрерывный процесс, я дополняю это идеей о том, что изнутри, а именно из ядерного вещества, на развивающиеся клетки постоянно оказывают новые, направляющие, "определяющие" воздействия.

Я едва ли могу придумать лучшее доказательство необходимости этого предположения, чем то, которое представил Делаж, один из самых проницательных биологов Франции, который в своей всеобъемлющей книге о *наследственности* попытался заменить теорию детерминант чем-то более простым. Делаж отвергает все "первичные составляющие" (*Anlagen*) зародыша, все "репрезентативные частицы", как слишком сложное предположение, и считает возможным работать с концепцией зародышевой плазмы, которая примерно так же проста, как клеточная субстанция ризоподии, то есть протоплазмы определенного химико-физического строения и состава. Оставляя в стороне соображение о том, что протоплазма яйцеклетки вряд ли отличается такой чрезвычайной простотой, но, безусловно, состоит из множества дифференцированных и определенно расположенных биофоров, как могло такое чрезвычайно простое ("элементарно простое") строение яйцеклетки, как здесь предполагается, дать начало такому сложному организму, отдельные части которого способны к независимым и передающимся по наследству вариациям? Согласно Делажу, это происходит потому, что яйцеклетка, хотя и не содержит "всех факторов, необходимых для ее конечного результата", все же содержит "неопределенный список факторов, определяющих судьбу организации в будущем"! В конце концов, можно сказать, что это определяющие факторы, но это далеко от истины! Согласно Делажу, зародыш содержит не первичные компоненты, а химические вещества, например, мышечные субстанции, вероятно, "химические вещества, характеризующие основные категории клеток", "самые настоящие", "клетки сами по себе, без этих клеток", "основные условия функционирования". Все это должно содержаться в яйцеклетке. Как они должны достичь своего надлежащего места в организме, каким образом "характерное химическое вещество" крота приземляется сразу за правым или левым ухом полностью сформировавшегося человека, не указано. Но помимо этого, существует гораздо более глубокая ошибка в предположении о наличии специфических химических веществ в яйцеклетке как объяснении феноменов локальной наследственной изменчивости, и я уже касался этого: химические вещества не являются жизненно важными единицами, которые питаются и размножаются, которые ассимилируются и которые обладают очарованием, противостоящим ассимилирующей способности окружающей протоплазмы. Они обязательно были бы изменены и смещены в ходе онтогенеза, и поэтому — независимо от того, куда они были помещены изначально — были бы неспособны выполнять все, что приписывает им Делаж. Либо зародыш содержит "живые" первичные компоненты, либо он, как утверждает Делаж, детерминирован химико-физическими факторами; но в последнем случае нет возможности для наследственной локальной изменчивости. Делаж должен либо отказаться от попыток объяснить это, либо он должен преобразовать свои "химические субстанции" в реальные и действительно живые детерминанты.

Таким образом, со всех сторон мы вынуждены прийти к выводу, что зародышевая субстанция в целом обязана своей удивительной способностью к развитию не только своему химико-физическому строению, будь оно в высшей степени простым или изумительно сложным, но и тому факту, что она состоит из множества различных видов "первичных составляющих" (*Anlagen*), то есть из групп жизненно важных единиц, оснащенных жизненными силами и способных активно и специфическим образом вмешиваться, но также способных оставаться латентными в пассивном состоянии, пока на них не подействует освобождающий эффект. стимул, и по этой причине способный последовательно вмешиваться в развитие.

Зародышевая клетка не может быть просто организмом, она должна быть тканью, состоящей из множества различных организмов или единиц, микрокосмом.

Еще один ход мыслей приводит нас к той же идее, и корни ее кроются в необычайной сложности механизма, который мы называем организмом.

Ботаник Рейнке недавно еще раз привлек внимание к тому факту, что машины не могут быть созданы непосредственно из первичных физико-химических сил или энергий, но, как сказал Лотце, необходимы силы высшего порядка, которые так распоряжаются фундаментальными химико-физическими силами, что они должны действовать так, как того требует назначение машины. Для изготовления часов недостаточно собрать воедино латунь, сталь, золото и камни; для изготовления пианино недостаточно сложить рядом дерево, железо, кожу, слоновую кость, сталь и т.д., Но эти материалы должны быть собраны в определенной форме и сочетании. Точно так же простое сопоставление углерода и воды не приводит к образованию углеводов, подобных сахару или осветительному газу; составляющие элементы дают желаемое только тогда, когда они находятся в особом и абсолютно определенном отношении друг к другу, при котором они так воздействуют друг на друга, что получается сахар или осветительный газ, и то же самое верно для составных элементов часов или пианино. В часах и пианино это соотношение устанавливается человеческим разумом, рабочими, которые формуют различные материалы и соединяют их надлежащим образом. Таким образом, в данном случае человеческий интеллект является, как говорит Рейнке, "высшей силой", которая заставляет энергии работать вместе определенным образом.

Но организмы также являются машинами, выполняющими определенный и целенаправленный вид работы, и они способны делать это только потому, что энергии, выполняющие эту работу, направляются по определенным путям превосходящими силами; эти высшие силы, таким образом, являются "управляющими энергиями". Несомненно, в этой точке зрения есть зерно истины, и я вернусь к ней. Рейнке, однако, использует это способом, который я не могу уловить; то есть он выводит из этого "космический разум", который вкладывает эти высшие силы в организмы и, таким образом, управляет этими машинами для целенаправленной работы, подобно тому, как часовщик вкладывает "высшие силы" в часы с помощью колес, цилиндров и рычагов. В одном случае "высшими силами" управляет человеческий разум, в другом - "космический" разум. Я не могу считать это рассуждение по аналогии убедительным, потому что, во-первых, эти "высшие силы" вовсе не являются "силами". Они представляют собой скопления энергии, координации материи и энергий, имманентных ей, в сложных и точно определенных условиях, и совершенно безразлично, свел ли их вместе случай или человеческий разум. Если мы возьмем собственный пример Рейнке с углеводами, то несомненно, что наше образование угольного газа обусловлено интеллектом человека, который объединяет углерод и воду таким образом, что должен образовываться угольный газ. "Высшие силы" здесь следует искать в устройстве коксовой печи и, во-вторых, в интеллекте человека. Но когда разлагающиеся растения на болоте образуют другое соединение углерода, болотный газ, откуда берутся направляющие "превосходящие силы"? Конечно, только благодаря случайному совпадению необходимых материалов и необходимых условий. Или, может быть, "космический" разум создал эту лабораторию на болоте? Если нет, то что может заставить нас отнести образование декстрина или крахмала в клетках зеленых листьев растений к "высшим силам", которые вложены в них "космическим" разумом? Я далек от мысли, что великая и глубокая проблема, затронутая здесь, может быть оставлена в стороне каким-либо бесцеремонным образом, но я уверен, что она никогда не будет решена игрой слов об энергиях и "высших силах".

Давайте вернемся к ядру истины в тезисе Рейнке; оно заключается в том, что, хотя работа машины действительно зависит от сил или энергий, связанных с материалами, из которых она состоит, она также зависит от определенной комбинации этих материалов и сил, от определенной их "конstellляции", как выразился Фехнер. В часах этими "созвездиями" являются пружины, колесики и т. Д. и их положение по отношению друг к другу; но в организме это органы, вплоть до клеток и клеточных частей; ибо клетка тоже является машиной, действительно очень сложной, что доказывают ее функции. Существуют тысячи видов "конstellляций" элементарных веществ и сил, которые обуславливают деятельность живой машины, и только когда все эти конstellляции присутствуют надлежащим образом и в надлежащих отношениях друг к другу, функции организма могут выполняться должным образом.

Но живая машина существенно отличается от других машин тем фактом, что она конструирует саму себя; она возникает путем развития из клетки, проходя многочисленные "стадии развития". Но ни одна из этих стадий не является мертвой вещью, каждая сама по себе является живым организмом, главная функция которого - дать начало следующей стадии. Таким образом, каждую стадию разработки можно сравнить с машиной, функция которой заключается в производстве аналогичной, но более сложной машины. Таким образом, каждая стадия, как и весь организм в целом, состоит из ряда таких "конstellляций" элементарных веществ и элементарных сил, число которых вначале относительно невелико, но быстро увеличивается с каждой новой стадией.

Но откуда берутся эти "созвездия" или, если придерживаться нашей метафоры, рычаги, колеса и кривошипы каждой последующей стадии создания органической машины? Эпигенетическая теория зародышевой плазмы без первичных составляющих отвечает указанием на внутренние и внешние воздействия, которые заставляют зародышевую плазму, изначально однородную, постепенно все больше и больше дифференцироваться, приводя ее к самым разнообразным "конstellляциям". Но как такое влияние может привести к появлению новых пружин, рычагов и колес совершенно специфического вида, как и должно быть в случае, если внешне схожие зародышевые вещества должны дать начало двум таким разным животным, как домашняя утка и чирок? Причина, должно быть, кроется в невидимых различиях в протоплазме, ответят оппоненты, и мы вместе с ними. Но наши исследования до этого момента показали нам, что различия не могут быть просто элементарными различиями, не могут иметь просто физико-химической природы, зависящей от состава исходного материала и связанных с ним энергий; они должны зависеть от определенной координации веществ и энергий, другими словами, от возникновения их "конstellляций". Таким образом, зародышевая плазма должна состоять из определенных и очень разнообразных комбинаций живых единиц, которые сами связаны в более высокую "конstellляцию", чтобы они действовали как живая машина на первой стадии развития и высвобождали для деятельности уже существующие конstellляции второй стадии. Вторая стадия в серии живых машин, которые возникают последовательно друг из друга, освобождает спящие "созвездия" для третьей, и так далее.

Эти "конstellляции" материи и энергии являются биофорами, детерминантами и "группами детерминант", которые, как мы можем думать, расположены во множестве перекрывающихся рядов. То, что они не вступают в активность все сразу, а последовательно принимают участие в развитии, представляется мне необходимым следствием их последовательного возникновения в филогенезе; а онтогенез, как мы увидим позже, возникает в результате модифицированного уплотнения филогенеза. Теперь, поскольку каждая новая детерминанта, возникающая в ходе филогенеза, может развиваться только путем

деления и последующей вариации из детерминант, которые ранее были активны в том же месте организма, вполне понятно, что позже, когда филогенез уплотняется в онтогенезе, они должны вступать в свою активную стадию не одновременно со своими филетическими предшественниками, а после них. Теория Оскара Хертвига, который исходит из зародышевой плазмы без первичных составляющих, о том, что все части зародышевой плазмы становятся активными одновременно, кажется мне совершенно несостоятельной. Как могли бы колесики, рычаги и пружины целостной жизненной машины, которые возникали так очень медленно в ходе филогенеза, возникнуть сегодня в онтогенезе в такой быстрой последовательности, если бы они уже не присутствовали в зародышевой плазме и требовалось только привести их в действие, то есть высвободить на предшествующей им стадии? Даже Фехнер поддерживал эту точку зрения, когда предполагал, что взаимодействие и взаимовлияния частей организма, то есть "созвездий", сами по себе привели к возникновению последующей стадии, то есть к появлению новых созвездий, характерных для последующей стадии. На это Рейнке резонно возразил, что это все равно что ожидать, что оконные рамы дома в процессе строительства будут производить стеклянные панели. Стекла в организме развиваются в оконных рамах только в том случае, если их детерминанты присутствовали в зародышевой плазме с самого начала и высвобождаются при создании рам, точно так же, как деятельность стекольщика высвобождается при виде готовых рам. Ни новые стекла, ни новые детерминанты не могут быть произведены быстро; первое должно быть изготовлено на стекольном заводе, второе - в мастерской по развитию рассматриваемой формы жизни, которую мы называем ее филогенией. Но точно так же, как нет необходимости возводить новую стекольную фабрику для каждого нового построенного дома, так и развитие каждого индивидуума не требует каждый раз создания тех бесчисленных фабрик жизни - созвездий, — задачей которых является новое производство колес, рычагов, пружин и цилиндров механизма развития на каждой стадии, ибо все это предусмотрено в зародышевой плазме, и только поэтому они способны к наследственной изменчивости.

Я уже обращал внимание на некоторые эмбриологические факты, которые кажутся противоречащими, если не самой теории зародышевой плазмы, по крайней мере, предположению, которое она делает, что зародышевая плазма анализируется в течение онтогенеза; и по этому поводу необходимо сказать кое-что еще. Я ссылаюсь на многочисленные факты, выявленные благодаря науке о механике развития, основанной Вильгельмом Ру, и, в частности, на исследования, касающиеся перспективного значения сегментирующих клеток яйцеклетки животного.

Среди этих исследований мы находим эксперименты по сжатию определенных яиц (морских ежей) на ранних стадиях сегментации. Искусственное давление не позволяет blastomeres группироваться обычным образом; они вынуждены располагаться бок о бок в *одной плоскости*. Если убрать давление, они изменят свою группировку и дадут нормальный эмбрион. Я не буду здесь обсуждать, можно ли интерпретировать эти результаты только как показывающие, что каждая сегментирующая клетка имеет одинаковое перспективное значение и что только их относительное положение определяет, какая часть эмбриона должна быть сформирована из нее; этого нельзя было бы сделать, не вдаваясь в подробности; поэтому я предполагаю, что это верно, и ограничиваю свой обзор второй группой экспериментов с изолированными сегментирующими клетками.

Было показано, что в яйцах самых разнообразных животных, например, опять же у морского ежа, каждый из двух первых blastomeres, если их отделить друг от друга, может развиваться в полноценную личинку. Действительно, в яйцах морского ежа и некоторых других животных

каждый из первых четырех или любой из первых восьми бластомеров и, действительно, любая сегментирующая клетка на ранних стадиях обладает способностью развиваться до определенной точки, а именно до так называемой "личинки-бластулы". Это, по-видимому, противоречит теории, которая предполагает, что первичные составляющие отделяются на последовательных стадиях онтогенеза. Но, во-первых, бластомеры не всех животных ведут себя подобным образом, и, более того, факты могут быть довольно хорошо объяснены, не отказываясь полностью от предположения о разделении детерминантных комплексов. Необходимо только предположить, что клетки сегментации, которые развиваются в изолированном состоянии, как если бы они были интактными яйцеклетками, все еще содержат полную зародышевую плазму, и что дифференциальное разделение на группы детерминант с различными наследственными тенденциями происходит позже. Это, несомненно, усложнило бы теорию, и я не буду здесь вдаваться в подробности, поскольку факты, которые нам следует рассмотреть, пока ни в коем случае не бесспорны.

Но в любом случае упомянутые факты механики развития, которыми мы обязаны многочисленным превосходным наблюдателям последнего десятилетия, — мне достаточно назвать У. Ру, О. Хертвига, Чана, Дриша, Барфурта, Моргана, Конклина, Уилсона, Крэмптона и Фишеля, — не только оставляют нетронутой существенную часть теории зародышевой плазмы, но скорее усиливают, чем подвергают опасности ее более второстепенные положения, такие как предположение о разделении компонентов зародышевой плазмы в ходе онтогенеза.

Что касается фундаментальных идей, выраженных в теории, я уже показал, что они остаются неизменными, даже если мы не предполагаем распада или сегрегации зародышевой плазмы, а думаем обо всех развивающихся клетках как о полностью оснащенных зародышевой плазмой. В этом случае детерминанты были бы активированы исключительно специфическими стимулами. Но в отношении предположения о распаде следует отметить, что приведенные факты относительно яйцеклеток морского ежа никоим образом не справедливы для яиц всех животных.

У различных типов животных каждая из первых двух сегментирующих клеток, будучи отделенной от соседней, производит только половину эмбриона, а любая из первых четырех клеток - четверть эмбриона. Этот "дробный эмбрион", однако, в некоторых случаях способен позже развиться в цельный эмбрион ("постгенерировать" себя, как говорит У. Ру). Изолированный бластомер демонстрирует, прежде всего, активность только половины основных компонентов животного, что было впервые установлено У. Ру и окончательно подтверждено, несмотря на многочисленные атаки, пока это не было установлено вне всяких сомнений подробными подтверждающими исследованиями Эндреса. Вторичное завершение зародыша, которое, однако, все еще оспаривается, следует рассматривать как регенерацию, и, чтобы объяснить это, следовательно, следует предположить взаимодействие полной, но еще не полностью активной зародышевой плазмы в обеих сегментирующих клетках.

Если бы я стал подробно останавливаться даже на самых важных из многочисленных фактов, выявленных за последнее десятилетие, мы зашли бы слишком далеко; я ограничусь наиболее существенными.

То, что изолированные сегментирующие клетки обладают способностью развиваться в полноценные эмбрионы, но соответственно меньшего размера, было продемонстрировано на животных различных групп, хотя, по-видимому, не у всех это происходит одинаковой длины. У медузы мы обнаруживаем, что не только одна из первых двух, но и одна из первых

четырёх, восьми и даже шестнадцати сегментационных клеток при изоляции может развить целую личинку (Zoja). У морского ежа это может делать по крайней мере любой из первых восьми бластомеров. Эксперименты Дриша по разделке молодых личинок на стадии бластулы (однослойного клубка клеток) приводят нас к предположению, что каждая из этих клеток все еще обладает полной зародышевой плазмой. Однако после этой стадии первичные составляющие, очевидно, делятся на компоненты эктодермы и эндо-дермы, поскольку последующая двухслойная стадия развития морского ежа, гастрюла, не завершается, если ее искусственно разделить на фрагменты, состоящие только из клеток внешнего или только из клеток внутреннего слоя. В подтверждение этого эксперимента, проведенного Барфуртом, Самасса смог продемонстрировать на яйцеклетке лягушки, что даже после третьего деления яйцеклетки сегментирующие клетки настолько отличаются друг от друга в отношении своих основных составляющих, что они не смогли взаимно заменить друг друга. Когда этот исследователь убивал только клетки эктодермы с помощью индукционного тока или только клетки энтодермы, мертвая половина не могла быть заменена оставшейся живой половиной, и вся яйцеклетка погибала.

Если эти факты могут быть приведены в пользу разделения первичных составляющих на более ранней или более поздней стадии, мы находим еще более веские доказательства среди гребневиков, брюхоногих моллюсков, двустворчатых моллюсков и кольчатых червей. В последней названной группе Уилсон показал, что разработка, вероятно, на самом деле представляет собой "мозаичную работу", как и предполагали Ру и я. Более ранние наблюдения, сделанные Чаном ранее над гребенчатыми, и более поздние эксперименты Фишеля на тех же животных доказывают то же самое для этой группы. В этом случае полных личинок легко отличить от просто "частичного развития" по количеству характерных "реснитчатых меридиональных рядов" или ребер, которые простираются от одного полюса личинки к другому. У цельной личинки их восемь, но у личинок из одного из первых двух бластомеров (изолированных) их всего четыре, а у тех, которые произошли из одного из первых четырех бластомеров, их всего два. Если яйцеклетку на восьмиклеточной стадии удастся успешно разделить на отдельные бластомеры, каждый из них сформирует "восьмую личинку", всегда имеющую только одно реснитчатое ребро. Даже на последующей шестнадцатиклеточной стадии все еще можно было продемонстрировать, что вещество, ответственное за формирование ребер, находится только в определенных местах и его всегда хватает только на восемь ребер. Стадия с шестнадцатью клетками состоит из восьми крупных клеток и восьми маленьких, "макромеров" и "микромеров"; если яйцеклетку на этой стадии разрезать так, чтобы один кусочек содержал пять макромеров и пять микрометров, разовьется частичная личинка, у которой будет только пять ребер, в то время как у личинки из другой части будет только три. Но локализацию реберных детерминант можно проследить еще дальше, поскольку у личинок, у которых отдельные микромеры были смещены из их нормального положения, наблюдается соответствующее смещение соответствующих ребер и смещение их реснитчатых гребенчатых пластинок. Следовательно, детерминанты ребер должны лежать в микромере, и мы должны заключить, что при предшествующем делении они были переданы только одному дочернему ядру, в то время как другое, макромерное, не получило такого рода детерминанты. Таким образом, здесь мы имеем пример разнородного или дифференциального деления. Те, кто выступает против этой теории качественного деления, вряд ли согласятся с этим, но скорее будут стремиться утверждать, что "внешние влияния", такие как взаимное расположение, определяют, какие клетки должны дать начало реснитчатым ребрам, а какие нет. Но тот факт, что искусственное смещение микромеров приводит к нарушению расположения реснитчатых гребенчатых пластинок, из которых состоят ребра, опровергает это предположение и в то же время опровергает интерпретацию о том, что это могут быть клетки, расположенные на определенных меридианах, которые

определяются этим положением для образования реснитчатых пластинок. Очевидно, верно и обратное: те клетки, которые содержат реберные детерминанты, в ходе регулярного развития оказываются в этих восьми меридианах, а клетки, лежащие между ними, хотя и имеют одинаковое происхождение (от микромеров), не содержат таких детерминант и, следовательно, не образуют ребер. Но если искусственно переместить те клетки, которые снабжены ребрами-детерминантами, то они дают начало плавательным пластинкам в другом месте, чем на вышеупомянутых меридианах.

Эксперименты, проведенные Крэмптоном на морском брюхоногом моллюске, *Ильянассе*, также доказывают, что распад или сегрегация первичных составляющих действительно происходит в процессе развития. В этом случае, когда первые две или первые четыре сегментирующие клетки были искусственно отделены друг от друга, они развивались точно так, как если бы они все еще принадлежали цельной яйцеклетке, то есть каждая изолированная сегментирующая клетка давала, соответственно, половину или четверть эмбриона. И эти "частичные эмбрионы" в данном случае не смогли впоследствии дать начало недостающим частям или сформировать полноценные эмбрионы.

Таким образом, существуют две противоположные группы животных, в одной из которых разделение массы первичных составляющих, по-видимому, происходит в самом начале, в то время как в другой оно не происходит на первых стадиях развития, но, по-видимому, происходит позже. Мы можем разделить эти две группы с Хайдером на те, у которых есть "регуляторные яйцеклетки", и те, у которых есть "мозаичные яйцеклетки". Но я не вижу, чтобы это давало какую-либо причину, по которой мы должны отказываться от нашей концепции последовательного разделения зародышевой плазмы на ее детерминанты, хотя, как я уже говорил ранее, я могу изменить ее настолько, чтобы сказать, что разделение не обязательно происходит во всех группах и видах животных одновременно, но происходит раньше у одних и позже у других.

Теперь, когда я показал, как теория зародышевой плазмы может быть приведена в соответствие с явлениями онтогенеза, я хочу продолжить, чтобы показать, чего теория может достичь в прояснении нашего понимания явлений размножения и наследственности. В то же время я дам краткое описание некоторых наиболее важных из этих явлений.

Сначала несколько слов о развитии репродуктивных клеток. Мы можем пока оставить в стороне вопрос о том, дифференцируются ли они половым путем или нет; сейчас нас интересует только основная проблема: как возможно, чтобы организм производил зародышевые клетки, то есть клетки, которые содержат полную зародышевую плазму со всеми ее детерминантами, когда построение тела в онтогенезе, согласно нашей теории, включает дезинтеграцию или сегрегацию детерминантной архитектуры на все меньшие и меньшие группы? Невозможно, чтобы специфические детерминанты возникли *de novo*, точно так же, как животное не может возникнуть иначе, чем из своего зародыша, ни клетка иначе, чем из клетки, ни ядро иначе, чем из уже существующего ядра. Если жизненно важные единицы вообще когда-либо возникают *de novo*, то это возможно только в случае простейших биофоров, как мы увидим позже, когда будем говорить о "Спонтанном зарождении". Специфические биофоры и составляющие их детерминанты имеют за собой филогению, историю, которая обуславливает, что они возникнут только из себе подобных.

Таким образом, мы видим, что зародышевые клетки могут возникнуть только там, где уже присутствуют все детерминанты соответствующего вида, упорядоченные в виде идентификаторов. Если бы мы могли предположить, что яйцеклетка, только начинающая развиваться, делится при своем первом расщеплении на две клетки, одна из которых дает

начало всему телу (соме), а другая - только зародышевым клеткам, находящимся в этом теле, вопрос был бы теоретически прост. Мы должны сказать, что зародышевая плазма яйцеклетки сначала удваивается в процессе роста, как это происходит с ядерным веществом при каждом делении ядра, а затем делится на две похожие половины, одна из которых, находящаяся в первичной соматической клетке, сразу становится активной и распадается на все меньшие и меньшие группы детерминант, соответствующих построению организма, в то время как зародышевая плазма в другой остается в более или менее "связанном" или "установленном" состоянии и активна только до такой степени, что постепенно превращает в зародышевые клетки клетки, которые возникают из первичной соматической клетки. первичная зародышевая клетка.

Однако пока, как известно, только одна группа животных ведет себя подобным образом, двукрылые среди насекомых; у всех остальных клетка, из которой возникают исключительно зародышевые клетки, "первичная зародышевая клетка", появляется позже в развитии, обычно во время эмбриогенеза и часто очень рано в нем, после первых нескольких делений яйцеклетки, но иногда вскоре после окончания эмбриогенеза, и даже не у особи, которая возникает из яйцеклетки, но у потомков, которые возникают из нее почкованием. Этот последний случай особенно характерен для колониальных гидроидных полипов, которые размножаются почкованием. Здесь первичная зародышевая клетка отделена от яйцеклетки длинной серией клеточных поколений, и единственная возможность объяснить присутствие зародышевой плазмы в этой первичной клетке заключается в предположении, что при делении яйцеклетки вся зародышевая плазма, первоначально содержащаяся в ней, не была разделена на детерминантные группы, но что часть, возможно, большая часть, передавалась в латентном состоянии от клетки к клетке, пока рано или поздно не достигла клетки, которую она обозначила как первичную зародышевую клетку. Теоретически не имеет значения, являются ли эти "зародышевые пути", то есть клеточные поколения, ведущие от яйцеклетки к первичной зародышевой клетке, короткими или очень длинными, состоят ли они из трех, шести или шестнадцати клеток, или из сотен и тысяч клеток. То, что все клетки зародышевого пути не приобретают характера зародышевых клеток, должно, в соответствии с нашей концепцией "созревания" детерминант, быть отнесено к внутренним условиям клеток и зародышевой плазмы, возможно, частично также к связанному с ними количеству соматической идиоплазмы, которое истощается только в ходе клеточных делений.

Это расщепление вещества яйцеклетки на соматическую половину, которая направляет развитие особи, и репродуктивную половину, которая достигает зародышевых клеток и там остается неактивной, а позже дает начало следующему поколению, составляет *теорию непрерывности зародышевой плазмы*, которую я впервые изложил в работе, появившейся в 1885 году. Его фундаментальная идея уже была выражена гораздо раньше Фрэнсисом Гальтоном (1872), однако в то время не была полностью оценена и не оказала какого-либо влияния на ход науки, и то же самое верно в отношении более поздних теоретических взглядов Ягера, Раубера и Нуссбаума, все из которых пришли к одной и той же идее совершенно независимо друг от друга и стремились развить ее более или менее полно.

Поддержка гипотезы зависит не только от признания ее теоретической необходимости; напротив, существует целый ряд фактов, которые могут быть столь же убедительно приведены в ее пользу.

Таким образом, даже известный факт, что удаление репродуктивных органов у всех животных приводит к бесплодию, доказывает, что никакие другие клетки организма не способны давать начало зародышевым клеткам; зародышевая плазма не может быть получена *de novo*. Безошибочное подтверждение этого, как мне кажется, можно найти в условиях образования

зародышевых клеток у медузоидов и гидроидных полипов, поскольку здесь очевидно, что место рождения зародышей, то есть место, в котором формируются зародышевые клетки животного, было сдвинуто назад в ходе филогенетической эволюции, то есть было перемещено ближе к исходной точке развития. Это смещение происходит точно по "зародышевым следам". как мы увидим, хотя в некоторых случаях было бы более выгодно, если бы место рождения зародышевых клеток могло находиться за пределами этих следов. Таким образом, очевидно, что только существующие поколения клеток зародышевого пути были способны дать начало зародышевым клеткам, или, другими словами, только они содержали необходимую зародышевую плазму. С помощью фигур. 94 и 95 я надеюсь, что смогу прояснить этот вопрос.

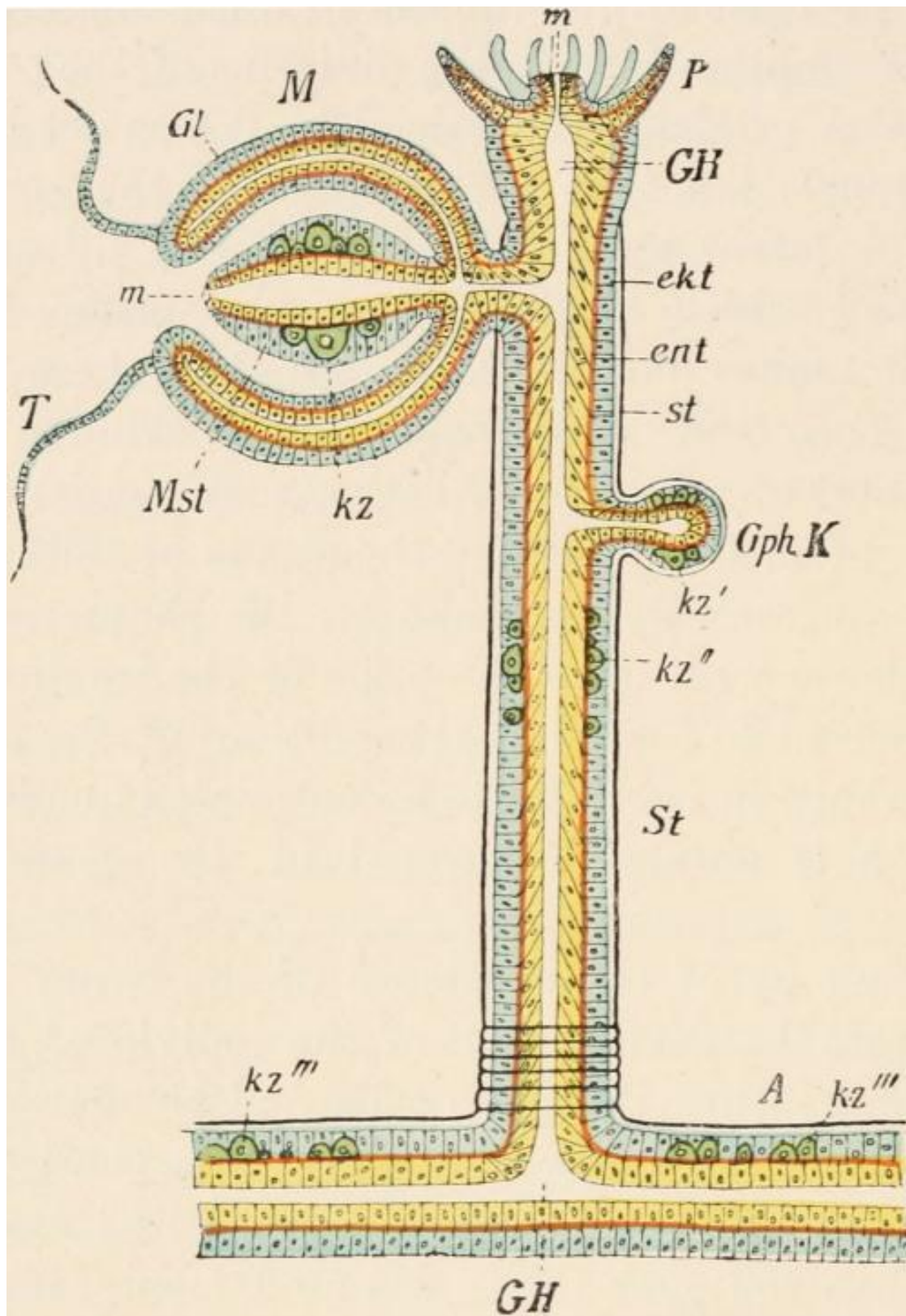


Рис. 94. Диаграмма, иллюстрирующая филогенетический сдвиг назад от истоков зародышевых клеток у медузоидов и гидроидов. Составная картинка. А, ответвление колонии полипов. Р, головка полипа со ртом (m) и щупальцами. St, ножка полипа. М, медузообразный бутон с колокольчиком (Gl). Т, краевое щупальце. m, рот. Mst, руководство. GphK, почка гонофора. GH, полость желудка. ekt, эктодерма. ent, энтодерма. st, поддерживающая пластинка. Зародышевые клетки (kz) возникают у медузоида в эктодерме манубрия — первой филогенетической стадии, — где они также достигают зрелости. В почке

гонофора (*GphK*) они возникают в эктодерме (*kz*), или ниже в ножке полипа на *kz*-третьей филетической стадии, или в эктодерме ветви, из которой произошел полип, на *kz*-четвертой филетической стадии шунтирования исходной области зародышевых клеток. В двух последних случаях зародышевые клетки мигрируют до тех пор, пока не достигнут своего первоначального места зарождения в медузоиде или в соответствующем слое медузоидного гонофора, что более отчетливо видно на рис. 95, сделанном по моему наброску доктором Петрункевичем.

У гидроидных полипов и их медузоидов зародышевые клетки всегда возникают в эктодерме; у видов, которые производят половые медузоиды путем почкования, зародышевые клетки возникают в эктодерме манубрия этих медузоидов (рис. 94, *M*, *kz*). Но у многих видов эти половые стадии в ходе филогенеза дегенерировали в так называемые гонофоры, то есть в медузоиды, у которых все еще есть более или менее законченные колокольчики, но нет ни рта (*m*), ни краевых щупалец (*T*), и которые больше не отделяются от колонии, чтобы свободно плавать, самостоятельно питаться и производить и созревать зародышевые клетки. Дегенерация "гонофор" часто заходит еще дальше; у многих медузоидных колокольчиков представлена лишь тонким слоем клеток, а у некоторых даже этот признак происхождения от медузоидных предков отсутствует, и они представляют собой просто однослойные закрытые выводковые мешочки (рис. 95, *Gph*).

Присоединение полового животного к колонии гидроидов, однако, сделало возможным более быстрое созревание зародышевых клеток, и природа воспользовалась этой возможностью во всех известных мне случаях, поскольку зародышевые клетки больше не возникают в манубрии зрелого дегенеративного медузоида, то есть гонофора, но *раньше*, до того, как почка, которая становится гонофорной, обзаведется манубриумом. Место рождения зародышевых клеток, таким образом, смещено назад от манубриума медузоида к молодой гонофорной почке (рис. 94, *M*, *kz*). То же самое происходит у видов, у которых медузоиды высвобождаются, но живут недолго, например, у рода *Podocoryne*. Хотя образуются совершенные медузоиды, их зародышевые клетки полностью развиты в момент их освобождения из колонии гидроидов. Но у видов, у которых медузообразные почки действительно дегенерировали и больше не высвобождаются, место рождения зародышевых клеток смещено *еще дальше назад*, и в первую очередь в ножку (*St*, *kz*) полипа из гонофорных почек. Так обстоит дело в роде *Hydractinia*. В дальнейшем ходе процесса место рождения зародышевых клеток сместилось вплоть до ветви, из которой вырос полип (рис. 94, *A*, *kz*); и, наконец, в случаях, когда медузоид дегенерировал до простого выводкового мешка (рис. 95, *Gph*), даже до образования полипов непосредственно перед этим, то есть в ножку полипа, из которой возникает ветвь, несущая полипы, продуцирующие гонофор. -бутон (рис. 95, *kz*). Затем мы находим место рождения зародышевых клеток *еще дальше* (рис. 95, *kz*), поскольку яйцеклетка и сперматозоиды возникают в ножке основных полипов (главном стволе колонии). Преимущество такого расположения легко увидеть, поскольку главный полип появляется раньше, чем полипы вторичных ветвей, и те снова раньше, чем полип, несущий половые почки, и это, наконец, раньше, чем половая почка, которую он несет. Таким образом, это смещение назад от места рождения зародышевых клеток означает более раннее происхождение зачатка (*Anlage*) зародышевых клеток и, следовательно, более раннее их созревание.

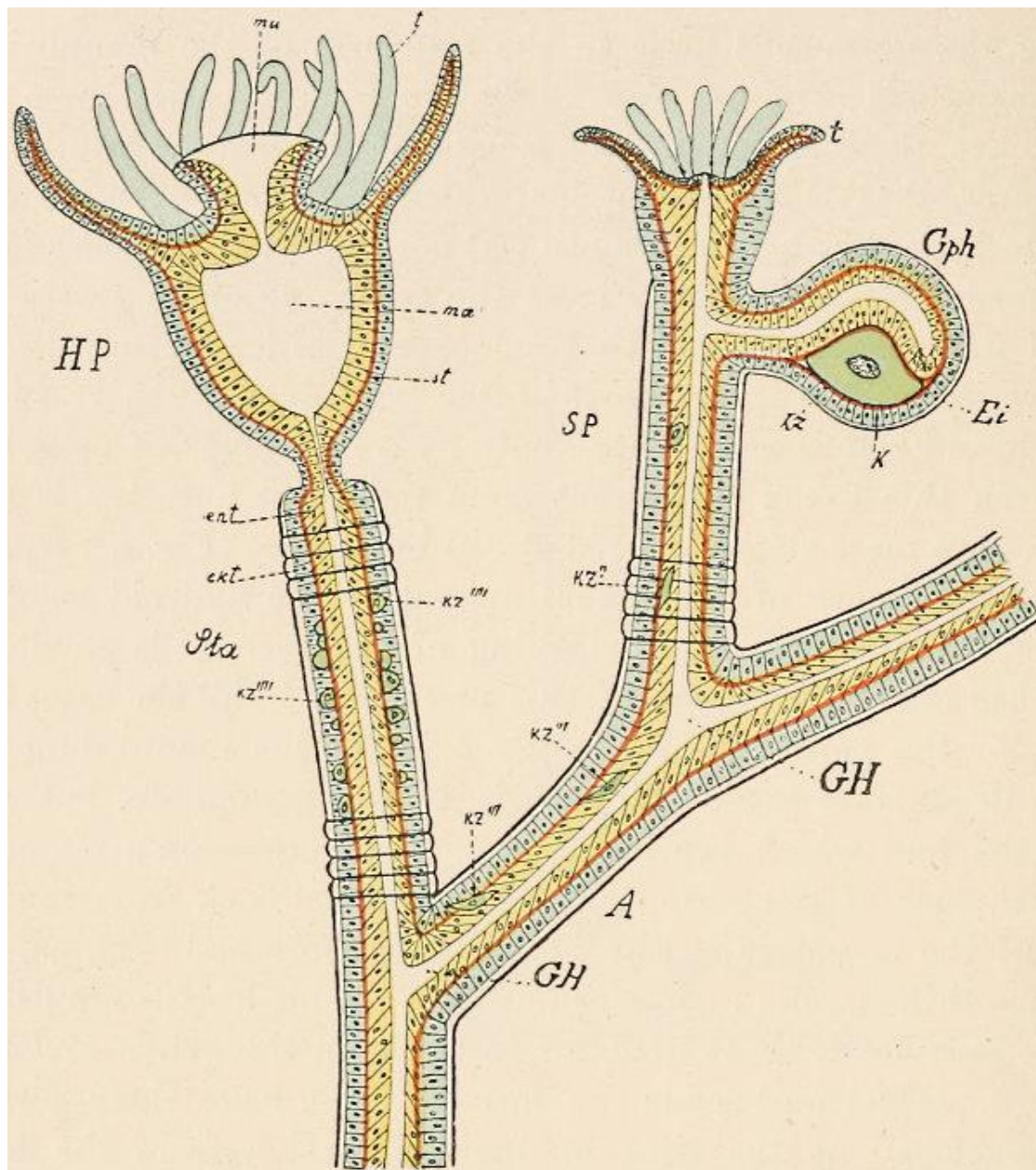


Рис. 95. Диаграмма, иллюстрирующая миграцию зародышевых клеток hydro-medusae из их отдаленного места происхождения в их примитивное место происхождения в гонофоре, в котором они достигают зрелости. За основу диаграммы взято положение дел в эвдэндриуме. *HP*, один из основных полипов. *mu*, рот. *ma*, кишечная полость. *t*, щупальце. *Sta*, его стержень. *A*, ответвление колонии полипов. *SP*, боковой полип. *Gph*, медузообразная почка, полностью дегенерировавшая в простой гонофор. *Ei*, ovum. *GH*, полость желудка. *st*, поддерживающая ламель. Исходная область зародышевых клеток находится в ножке основного полипа в *kz*, откуда зародышевые клетки сначала мигрируют в энтодерму ветви (*A*) в *kz*, ползая в пределах которой они достигают *kz* в боковом полипе (бластостиле), наконец достигая гонофора (*kz*) и снова переходя в эктодерму. Нарисовано по моему эскизу доктором Петрункевичем.

Но ни одна из всех этих зародышевых клеток не достигает зрелости в месте рождения, куда они были перенесены, поскольку они независимо мигрируют оттуда к месту, в котором они изначально возникли, а именно, в манубрий медузоида, который все еще присутствует, даже когда произошла сильная дегенерация, или даже — в самых крайних случаях дегенерации —

в эктодерму выводкового мешка. Так обстоит дело с родом *Eudendrium*, схематическое изображение которого представлено на рис. 95.

Наиболее интересной особенностью этой миграции зародышевых клеток является то, что клетки неизменно возникают в эктодерме (*kz*), затем проникают через поддерживающую пластинку (*st*) в энтодерму (*kz*), а затем ползут по ней к месту своего созревания. Оказавшись там, они снова прорываются к внешнему слою клеток, эктодерме (*kz*), и достигают зрелости (*Ei*). То, что они проникают через энтодерму, вероятно, объясняется тем фактом, что они находятся там в непосредственной близости от пищевого потока, который протекает через колонию (*GH* = полость желудка), и, таким образом, там они получают более обильное питание, чем в эктодерме. Но хотя это и так, они никогда не возникают в энтодерме; ни в одном отдельном случае место рождения зародышевых клеток не находится в энтодерме, но всегда в эктодерме, независимо от того, как далеко назад она могла быть отодвинута. Даже когда зародышевые клетки мигрируют через энтодерму, их первое узнаваемое появление неизменно происходит в эктодерме, как, например, у *Podocoryne* и *Hydractinia*. Таким образом, положение дел в точности такое, каким оно было бы, если бы наше предположение было правильным, а именно, что только определенные поколения клеток - в данном случае клетки эктодермы — содержат полную зародышевую плазму. Если бы клетки энтодермы также содержали зародышевую плазму, было бы трудно понять, почему из них никогда не возникают зародышевые клетки, поскольку их положение обеспечивает гораздо лучшие условия для их дальнейшего развития, чем у клеток эктодермы. Также было бы трудно понять, почему был выбран такой обходной путь, как тот, который проявляется при миграции молодых зародышевых клеток в энтодерму. В энтодерме должно отсутствовать чего-то, необходимого для превращения клетки в зародышевую клетку: это что-то и есть зародышевая плазма.

Если мы примем теорию непрерывности зародышевой плазмы как в основном правильную, то окажется, что высшие животные и растения построены из двух видов элементов, соматических клеток и зародышевых клеток; оба обязаны своим существованием зародышевой плазме яйцеклетки, но первые содержат ее не полностью, а только в отдельных детерминантах[24], и, следовательно, никогда не смогут снова подняться до уровня зародышевых клеток; другие содержат латентную зародышевую плазму неповрежденной и, следовательно, могут производить не только клетки, подобные сами по себе в течение определенного времени путем деления, но обладают также способностью, когда они становятся зрелыми и выполняются необходимые условия, производить на свет новую особь того же вида. Первые имеют лишь ограниченную продолжительность жизни, они умирают — они обязательно должны умереть — когда жизнь особи, к которой они принадлежат, подходит к концу; вторые потенциально бессмертны, подобно одноклеточным организмам, то есть они могут при благоприятных обстоятельствах дать начало зародышевым клеткам новой особи, и так далее на все времена, насколько мы можем видеть. Таким образом, зародышевая плазма вида никогда не образуется *de novo*, но она растет и размножается непрерывно; она передается от одного поколения к другому подобно длинному корню, стелющемуся по земле, из которого на определенном расстоянии вырастают побеги и становятся растениями, особями последующих поколений. Если рассматривать эти условия с точки зрения размножения, то зародышевые клетки представляются наиболее важной частью особи, ибо только они поддерживают вид, и тело опускается почти до уровня простой колыбели для зародышевых клеток, места, в котором они формируются и при благоприятных условиях питаются, размножаются и достигают зрелости. Но на этот вопрос можно взглянуть и в противоположном свете, и тогда бесконечный корень зародышевой плазмы, с ее зародышевыми клетками, постоянно

формирующими новых особей, можно рассматривать как средство, с помощью которого только природа смогла создать многоклеточные организмы, особи все более высокой дифференцировки и способностей, способные приспосабливаться ко всем возможным условиям и наиболее полно использовать все возможности жизни.

[24] Недавно Бовери сделал наблюдение над червем-нитевидкой лошади, которое указывает на правильность концепции зародышевой плазмы. Обе клетки первой сегментации получают четыре хромосомы данного вида, но в одной из двух часть хроматина отламывается и дегенерирует или растворяется, по крайней мере, насколько можно видеть. Другая клетка сохраняет всю массу хроматина, и из нее позже возникают примитивные половые клетки. Следовательно, в зародышевом пути — так мы должны это интерпретировать — сохраняется вся зародышевая плазма, в то время как часть ее выводится из сомы. Я лишь частично описал этот процесс и не хочу вдаваться в подробности его интерпретации, поскольку он кажется мне неясным и требует дальнейших наблюдений, прежде чем можно будет попытаться дать какую-либо интерпретацию с какой-либо уверенностью.

СПИСОК научных и технических книг мистера ЭДВАРДА АРНОЛЬДА.

ПИТАНИЕ И ПРИНЦИПЫ ДИЕТОЛОГИИ. Роберт Хатчисон, доктор медицинских наук Эдин, F.R.C.P., ассистент врача Лондонской больницы. Седьмое и исправленное издание. Иллюстрированное. Деми 8в., 16с. нетто.

ЛЕКЦИИ О ДЕТСКИХ БОЛЕЗНЯХ. Автор: Роберт Хатчисон, доктор медицины (ред.), F.R.C.P., ассистент врача Лондонской больницы и Больницы для больных детей, Грейт-Ормонд-стрит, Лондон. С многочисленными иллюстрациями. Второе впечатление. Crown 8vo., 8s. 6d. net.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ФИЗИОЛОГИЯ. Авторы: М. С. Пембри, магистр медицины, преподаватель физиологии в больнице Гая; А. П. Беддарт, магистр медицины, демонстратор физиологии в больнице Гая; Дж. С. Эдкинс, магистр медицины, преподаватель физиологии и демонстратор физиологии в больнице Святого Варфоломея; Леонард Хилл, магистр медицины, F.R.S., преподаватель физиологии в медицинской школе Лондонского госпиталя; и Дж. Дж. Р. Маклеод, магистр медицины. Новое и переработанное издание. Demy 8vo., 12s. 6d. net.

ПОСЛЕДНИЕ ДОСТИЖЕНИЯ В ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ. Авторы: Леонард Хилл, М.В., F.R.S.; А. П. Беддарт, М.А., М.В.; Дж. Дж. Р. Маклеод, М.В.; Бенджамин Мур, М.А., D.Sc. ; и М. С. Пембри, М.А., М.Д. Деми 8в., 18с. нетто.

ЭМБРИОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА. Автор: А. Кейт, доктор медицины, англичанин, преподаватель анатомии в медицинском колледже Лондонской больницы. С 316 иллюстрациями. Новое, исправленное и дополненное издание. Деми 8в., 12с. 6д. нетто.

ХИРУРГИЧЕСКИЙ УХОД И ПРИНЦИПЫ ХИРУРГИИ ДЛЯ МЕДСЕСТЕР. Автор: Рассел Ховард, М.В., М.С., F.R.C.S., преподаватель хирургического сестринского дела в Лондонской больнице. Crown 8vo., с иллюстрациями, 6s.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ЛЕКАРСТВ. Введение в практическую фармакологию. М. С. Пембри, магистр медицины, преподаватель физиологии в медицинской школе больницы

Гая; и К. Д. Ф. Филлипс, доктор медицины, доктор права. Полностью иллюстрировано. Деми 8в., 4с. 6д. нетто.

ФОТОТЕРАПИЯ. Автор Н. Р. Финсен. Перевод Дж. Х. Секейры, доктора медицины, с иллюстрациями. Деми 8в., 4с. 6д. нетто.

РУКОВОДСТВО ПО ФИЗИОЛОГИИ ЧЕЛОВЕКА. Леонард Хилл, M.B., F.R.S. Со 173 иллюстрациями. xii + 484 страницы. Корона 8в., тканевая, 6шт.

ОСНОВЫ ФИЗИОЛОГИИ. Леонард Хилл, магистр 1-й степени.

РУКОВОДСТВО ПО ФАРМАКОЛОГИИ ДЛЯ СТУДЕНТОВ. Автор: У. Э. Диксон, магистр медицины, B.S., B.Sc. Лонд. и др., ассистент профессора медицины Даунинга в Кембриджском университете. С многочисленными диаграммами. Деми 8в., 15с. нетто.

ХИМИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ЖИЗНЕННО ВАЖНЫХ ПРОДУКТОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ Между ОРГАНИЧЕСКИМИ СОЕДИНЕНИЯМИ. Автор: профессор Рафаэль Мелдола, F.R.S., Лондонского технического колледжа Сити и гильдий, Финсбери. Два тома. Том I. теперь готово. Супер Роял 8в., 21с. нетто.

ЛЕКЦИИ ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ И ФИЗИЧЕСКОЙ ХИМИИ. Доктор Й. Х. Ван Т Хофф, профессор химии Берлинского университета. Переведено доктором Р. А. Лехфельдом. В трех томах. Иллюстрировано. Demy 8vo., 28s. net; или можно приобрести отдельно, следующим образом:

Том I.—**Химическая динамика.** 12s. net.

Том II.—**Химическая статика.** 8s. 6d. net.

Том III.—**Взаимосвязи между свойствами и составом.** 7s. 6d. net.

ЭЛЕМЕНТЫ НЕОРГАНИЧЕСКОЙ ХИМИИ. Для использования в школах и колледжах. Автор В. А. Шенстоун, преподаватель химии в Клифтонском колледже. 554 страницы. Новое издание, исправленное и дополненное. 4s. 6d.

КУРС ПРАКТИЧЕСКОЙ ХИМИИ. Является переработанным изданием "Лабораторного пособия по неорганической химии Шенстоуна". Автор В. А. Шенстоун. 144 страницы. Корона 8в., 1с. 6д.

УЧЕБНИК ФИЗИЧЕСКОЙ ХИМИИ. Автор: доктор Р. А. Лехфельдт, профессор физики Технического колледжа Восточного Лондона. С 40 иллюстрациями. Корона 8в., ткань, 7с. 6д.

УЧЕБНИК ФИЗИКИ. С разделами о приложениях физики к физиологии и медицине. Автор: доктор Р. А. Лехфельдт. Полностью иллюстрированный. Заводная головка 8 шт., тканевая, 6 шт.

ФИЗИЧЕСКАЯ ХИМИЯ ДЛЯ НАЧИНАЮЩИХ. Автор: доктор Ч. М. Ван Девентер. Перевод: доктор Р. А. Лехфельдт. 2с. 6д.

КУРС ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ РАБОТЫ ПО ХИМИИ НА ПЕРВОМ КУРСЕ. Автор: Эрнест Х. Кук, D.Sc., директор Клифтонской лаборатории, Бристоль. С 26 иллюстрациями. Корона 8в., тканевая, 1штук 6д.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЙ КУРС ХИМИИ ДЛЯ СТУДЕНТОВ-АГРАРИЕВ. Автор: Т. С. Даймонд, профессор агрохимии в технических лабораториях округа Челмсфорд. С 50 иллюстрациями. 192 страницы. Корона 8в., тканевая, 2штуки 6д.

СТАНДАРТНЫЙ КУРС ЭЛЕМЕНТАРНОЙ ХИМИИ. Э. Дж. Кокс, F.C.S. С 90 иллюстрациями. 350 страниц. Корона 8 шт., ткань, 3 шт. Также выпускается из пяти частей, мягкая ткань. Части I.-IV., по 7d. каждая; Часть V., 1s.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ КУРС ПРАКТИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ. К. Э. Эшфорд, магистр медицины, директор Королевского военно-морского колледжа в Дартмуте. Fcap. 4to., 1s. 6d.

РАСШИРЕННЫЕ ПРИМЕРЫ По ФИЗИКЕ. А. О. Аллен, бакалавр, B.Sc., A.R.C.Sc., Лонд., ассистент преподавателя физики в Университете Лидса. 1с. 6д.

ФИЗИЧЕСКИЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ. Руководство по лабораторным инструкциям по определению физических величин. Автор: У. Р. Келси, B.Sc., A.I.E.E.E., директор технического колледжа Тонтона. 4. 6d.

ЭЛЕКТРОЛИТИЧЕСКИЕ ПРЕПАРАТЫ. Упражнения для использования химиками и электрохимиками в лаборатории. Автор: доктор Карл Элбс, профессор химии в Университете Гиссена. Переведено Р. С. Хаттоном, M.Sc. Demy 8vo., 4s. 6d. net.

ЭЛЕКТРИЧЕСКАЯ ПЕЧЬ. Автор: Анри Муассан, профессор химии Сорбонны. Авторизованное издание на английском языке. Переведено А. Т. де Муильпье, M.Sc., доктором философии. С иллюстрациями. Деми 8в., 10с. 6d. net.

ЭЛЕКТРИЧЕСТВО И МАГНЕТИЗМ. Автор К. Э. Эшфорд, магистр медицины, директор Королевского военно-морского колледжа в Дартмуте, бывший старший научный сотрудник школы Харроу. Содержит более 200 диаграмм. Заводная головка 8в., 3ш. 6д.

МЕХАНИКА. Автор В. Д. Эггар, магистр естественных наук Итонского колледжа. Заводная головка 8в., 3ш. 6д.

МАГНЕТИЗМ И ЭЛЕКТРИЧЕСТВО. Начальный трактат для студентов младших курсов, описательный и экспериментальный. Автор: Дж. Пейли Йорк из Северного политехнического института, Лондон. С почти 150 иллюстрациями. 3s. 6d.

КЛАПАНЫ И КЛАПАННО-РЕДУКТОРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ. Автор: У. Э. Долби, доктор технических наук, M.I.M.E., профессор инженерного дела Центрального технического колледжа Лондона. Royal 8vo. Полностью иллюстрирован. 21s. net.

БАЛАНСИРОВКА ДВИГАТЕЛЕЙ. Автор: У. Э. Долби, M.A., B.Sc., M.Inst.C.E., M.I.M.E. Со 173 иллюстрациями. Деми 8в., 10с. 6д. нетто.

ПРОЧНОСТЬ И ЭЛАСТИЧНОСТЬ ЭЛЕМЕНТОВ КОНСТРУКЦИИ. Р. Дж. Вудс, магистр инженерных наук Королевского университета Ирландии, научный сотрудник Королевского индийского инженерного колледжа и доцент инженерных наук Колледжа Куперс-Хилл. Деми 8vo. 10s. 6d. net.

ТАБЛИЦЫ ПЕРЕМЕЩЕНИЙ. С вводной главой по координатной съемке. Генри Луис, магистр, A.R.S.M., F.I.C., F.G.S. и др., профессор горного дела и преподаватель геодезии в колледже Армстронга, Ньюкасл-он-Тайн; и Г. В. Каунт, магистр Деми 8в., 4с. 6д. нет.

МАТЕМАТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДЛЯ ИНЖЕНЕРОВ. Автор: Джон Перри, M.E., D.Sc., F.R.S., профессор механики и математики в Королевском колледже естественных наук и др. Корона 8в., тканевая, 7с. 6д.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ И МАГНИТНЫЕ ЦЕПИ. Автор: Эллис Х. Крэппер, магистр технических наук, заведующий кафедрой электротехники Университетского колледжа в Шеффилде, viii + 380 страниц. Деми 8в., 10с. 6д. нетто.

ВВЕДЕНИЕ В ТЕОРИЮ ОПТИКИ. Автор: профессор Артур Шустер, доктор философии, F.R.S., профессор физики Манчестерского университета. С многочисленными диаграммами. Demy 8vo., 15s. net.

АСТРОНОМИЧЕСКОЕ ОТКРЫТИЕ. Х. Х. Тернер, савилианский профессор астрономии Оксфордского университета. Деми 8в., 10с. 6д. нетто.

ВЕКТОРЫ И РОТОРЫ. С приложениями. Лекции, прочитанные в Центральном техническом колледже профессором О. Хенричи, F.R.S. Под редакцией Г. К. Тернера, Институт Голдсмита. Корона 8в., ткань. 4с. 6д.

ПРИНЦИПЫ МЕХАНИКИ. Автор: Х. А. Гарратт, A.M.I.C.E., руководитель инженерного факультета Северного политехнического института, Холлоуэй. Корона 8в., тканевая, 3ш. 6д.

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ ПЛОСКОСТЬ И ИЗМЕРЕНИЕ ТВЕРДОГО ТЕЛА. Р. В. К. Эдвардс, магистр, преподаватель математики в Королевском колледже, Лондон. Для использования в школах, колледжах и технических классах. 304 страницы. Crown 8vo., 3s. 6d.

ПЕРВЫЕ ШАГИ В КОЛИЧЕСТВЕННОМ АНАЛИЗЕ. Дж. К. Грегори, B.Sc., A.I.C. Корона 8в., ткань, 2с. 6д.

ГЕОМЕТРИЧЕСКИЕ КОНИКИ. Авторы: Г. В. Каунт, магистр, преподаватель математики в колледже Армстронга, Ньюкасл-он-Тайн, и К. М. Джессоп, магистр, профессор математики в колледже Армстронга. Заводная головка 8в., 2ш. 6д.

ПЯТИЗНАЧНЫЕ ТАБЛИЦЫ МАТЕМАТИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ. Автор: Дж. Б. Дейл, магистр математики, Б.А. Лондон, доцент кафедры математики Королевского колледжа Лондонского университета. Деми 8в., 3с. 6д. нетто.

ЛОГАРИФМИЧЕСКИЕ И ТРИГОНОМЕТРИЧЕСКИЕ ТАБЛИЦЫ. (До пяти знаков после запятой.) Автор: Дж. Б. Дейл, М.А. Деми 8в., 2с. нетто.

ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ТРАКТАТ ПО ПРАКТИЧЕСКОЙ МАТЕМАТИКЕ. Автор: Джон Грэм, бакалавр, преподаватель машиностроения и прикладной математики в Техническом колледже Финсбери. Crown 8vo., cloth, 3s. 6d.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНАЯ ПРАКТИЧЕСКАЯ МАТЕМАТИКА. Авторы С. Г. Старлинг, A.R.C.Sc., B.Sc., Заведующий кафедрой математики и физики Муниципального технического института Вест Хэма; и Ф. К. Кларк, A.R.C.Sc., B.Sc. 1s. 6d.

ТЕТРАДЬ ПО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ МАТЕМАТИКЕ. К. Годфри, магистр, директор Королевского военно-морского колледжа в Осборне, и Г. М. Белл, бакалавр, старший магистр математики Винчестерского колледжа. Fcap. 4то., бумажные доски, 2шт.

ДОМ, САД И ПОЛЕ. Сборник коротких этюдов о природе. Автор L. C. Miall, F.R.S., профессор биологии Лидского университета. С многочисленными диаграммами. Crown 8vo., 6s.

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ. Автор: Август Вайсман, профессор зоологии Университета Фрайбург-им-Брайсгау. Артуром Томсоном и Маргарет Томсон. С многочисленными иллюстрациями и цветными иллюстрациями. Два тома. Royal 8vo., 32s. net.

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ. Автор К. Ллойд Морган, доктор права, профессор, директор Университетского колледжа Бристоля, автор книги "Жизнь животных и разум" и др. С многочисленными иллюстрациями. Крупная крона 8в., 10с. 6д.

ПРИВЫЧКА И ИНСТИНКТ. К. Ллойд Морган, доктор права, F.R.S. С фотогравюрным фронтисписом, viii + 352 страницы. Деми 8в., суконная, 16с.

УЧЕБНИК ЗООЛОГИИ. Г. П. Мадж, A.R.C.Sc. Лонд., преподаватель биологии в медицинском колледже Лондонской больницы. Около 200 оригинальных иллюстраций. Корона 8в., ткань, 7с. 6д.

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ НАТУРФИЛОСОФИЯ. Альфред Эрл, магистр, помощник учителя школы Тонбридж. Корона 8в., тканевая, 4s. 6d.

УЧЕБНИК БОТАНИКИ. Г. П. Мадж, A.R.C.Sc. Лонд., Ф.З.С., и А. Дж. Маслен, Ф.Л.С., преподаватель ботаники в Вулвичском политехническом институте. С более чем 200 иллюстрациями. Заводная головка 8в., 7с. 6д.

ЛУЧИ БЕККЕРЕЛЯ И СВОЙСТВА РАДИЯ. Автор: Достопочтенный Р. Дж. Стратт, научный сотрудник Тринити-колледжа, Кембридж. С диаграммами. Demy 8vo. 8s. 6d. net.

РУКОВОДСТВО ПО АЛКОГОЛЬНОМУ БРОЖЕНИЮ И СМЕЖНЫМ ОТРАСЛЯМ ПРОМЫШЛЕННОСТИ. Чарльз Г. Мэтьюз, F.I.C., F.C.S. и др. Полностью иллюстрировано. Корона 8в., тканевая, 7с. 6д. чистая.

Дерево. Руководство по естественной истории и промышленному применению коммерческих пород дерева. Автор: Г. С. Булджер, F.L.S., F.G.S., Полностью иллюстрированный. Crown 8vo., 7s. 6d. net.

ПСИХОЛОГИЯ ДЛЯ УЧИТЕЛЕЙ. К. Ллойд Морган, доктор права, F.R.S. xii + 251 страница. Заводная головка 8в., 3ш. 6д.

ЛОНДОН: ЭДВАРД АРНОЛЬД, МЭДДОКС-СТРИТ, 41 и 43, W.

Примечания переписчика:

На странице 104 ссылка на "Elymnias lais" исправлена с PlII на PlIII.

Иллюстрации перенесены из середины абзаца.

Варианты написания и расстановки переносов сохранены.

Пунктуация сохранена в том виде, в каком она была опубликована.